Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimsprossen.

INAUGURAL-DISSERTATION

DER

MATHEMATISCHEN UND NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER

KAISER WILHELMS-UNIVERSITÄT

STRASSBURG

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

VORGELEGT VON

FERDINAND DEWERS

AUS

BREMEN.

DRESDEN,
DRUCK VON C. HEINRICH
1913.

Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimsprossen.

INAUGURAL-DISSERTATION

DER

MATHEMATISCHEN UND NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER

KAISER WILHELMS-UNIVERSITÄT
STRASSBURG

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

VORGELEGT VON

FERDINAND DEWERS

AUS

BREMEN.

DRESDEN,
DRUCK VON C. HEINRICH
1913.

Meiner Mutter
und dem Andenken meines Vaters
gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548001_0040

Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimsprossen.

Von

Ferdinand Dewers.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in den verschiedensten Pflanzenorganen haben eine Reihe von Jahren hinter den betreffenden heliotropischen Untersuchungen an Exaktheit erheblich zurückgestanden. War es schon Rothert 1891—92 möglich gewesen, beispielsweise an Graskeimlingen sehr genau die Verteilung der heliotropischen Sensibilität festzustellen und auch wichtige Aufschlüsse über die Fortleitung des Lichtreizes zu geben, so war man in Bezug auf die Verteilung der geotropischen Sensibilität auf eine Reihe sehr unzuverlässiger Methoden angewiesen, die nur zu einer gewissen Wahrscheinlichkeit, nie aber zur Gewißheit führen konnten.[1]) Im Prinzip lag dieser Mangel an der Unmöglichkeit, verschiedene Teile ein und desselben Organs in verschiedener, z. B. entgegengesetzter Richtung zu reizen. Erst die von Piccard 1904 ausgedachte Methode hat diese Schwierigkeiten wenigstens zum Teil behoben. Piccard hat Wurzeln auf einem Zentrifugalapparat mit sehr schneller Rotation so befestigt, daß sie einen Winkel von 45° mit der Achse bildeten; der Schnittpunkt der verlängert gedachten Achse mit der Wurzel zerlegt diese dann in 2 Teile, die von der Zentrifugalkraft in entgegengesetzter Richtung getroffen werden. Durch Verschieben der Wurzel in der Längsrichtung kann man diesen Schnittpunkt dem Wurzelende näher oder ferner legen und so erreichen, daß bald die apikale, bald die basale Partie der ca. 1 cm langen Wachstumszone einen größeren geotropischen Impuls

[1]) Literatur und kritische Würdigung bei Guttenberg.

erhält, dessen Intensität man für jeden Punkt der Wurzel leicht berechnen kann.

Man konnte sich von dieser Methode die Beantwortung folgender Fragen versprechen:

1. Ist eine kurze Spitzenzone allein geotropisch empfindlich, oder erstreckt sich die Empfindlichkeit weiter basalwärts?

2. Ist jede der beiden entgegengesetzt gereizten Zonen für sich allein und entsprechend dem auf sie einwirkenden Reize krümmungsfähig?

3. Findet eine einheitliche Krümmung statt durch Reizleitung und Reizkompensation?

Die ersten Untersuchungen mit Hilfe der Piccard'schen Methode wurden von Piccard selbst gemacht, und zwar an Keimwurzeln von *Vicia Faba*. Sie führten den Autor dazu, eine Reizleitung ganz zu leugnen. Jeder der beiden entgegengesetzt gereizten Teile der Wurzel sollte sich für sich gekrümmt haben.

Diese Resultate konnten aber einer gründlicheren Untersuchung nicht standhalten; vielmehr wies Haberlandt überzeugend nach, daß die Wurzel trotz entgegengesetzter Reizung von Spitze und Basis in allen Fällen einheitlich reagiert. Es seien im folgenden die beiden entgegengesetzt gereizten Teile der Wurzel mit Haberlandt als „Spitze" und „Körper" bezeichnet. Ragt nun die Wurzel nur 1 mm über die Rotationsachse hinaus, wird also nur eine 1 mm lange Spitze in entgegengesetztem Sinne zum Körper gereizt, so reagiert die Wurzel, als ob nur der Körper gereizt wäre. Läßt man die Wurzel hingegen 1,5 mm oder mehr über die Achse vorragen, so tritt eine Krümmung im Sinne der Spitze ein, d. h. die 1,5 mm lange Spitze zwingt den Körper, sich entgegengesetzt zum örtlich induzierten Reiz zu krümmen. Hierdurch ist eine Reizleitung von der Spitze zur Basis mit absoluter Sicherheit bewiesen. Nicht so sicher dagegen kann man im ersten Fall auf die Leitung des Reizes von der Basis zur Spitze schließen, weil Krümmungen an dem nur 1 mm langen und relativ dicken Spitzenstück naturgemäß nicht so leicht zu beobachten sind.

Haberlandt hat nun in Bezug auf die Verteilung der geotropischen Sensibilität aus seinen Versuchen den Schluß gezogen, die ganze wachstumsfähige Zone der Wurzel sei empfindlich, und zwar sei die Empfindlichkeit an der Spitze weitaus am größten und nehme sehr schnell nach der Basis hin ab. Diese Erklärung ist sicherlich die nächstliegende; es gibt aber, wie Jost gezeigt hat, noch eine Reihe anderer Erklärungsmöglichkeiten, die in keinem Widerspruch mit den Versuchsresultaten stehen. Vor allem kann man einer dieser Annahmen zum mindesten die gleiche Wahrscheinlichkeit zuschreiben wie der Haberlandt'schen. Es könnte nämlich das Transversalmeristem der Sitz maximaler Empfindlichkeit sein, und diese könnte von hier aus nach der Spitze und nach der Basis zu wieder abnehmen.

Die Piccard'sche Methode blieb in ihrer Anwendung nicht auf Wurzeln beschränkt. Fr. Darwin benutzte sie 1908, um die Lokalisation der geotropischen Perzeptionsfähigkeit in der Koleoptile

von *Sorghum* zu untersuchen und konnte zeigen, daß hier die Koleoptile, wenn sie entgegengesetzt wie das Internodium gereizt wird, immer für die Richtung der Gesamtkrümmung ausschlaggebend ist.

In ausgedehnterer Weise als von Darwin sind dann von Guttenberg die Keimlinge von Gräsern einer Untersuchung unterzogen worden, und zwar erstrecken sich diese Studien sowohl auf Poaeoideen *(Avena, Hordeum, Phalaris)* als auch auf einige Paniceen (*Setaria, Sorghum*). Als erstes Resultat tritt uns in der Arbeit Guttenbergs die Tatsache entgegen, daß die Verteilung der geotropischen Sensibilität in den Keimsprossen der Gramineen verschieden ist. Bei den Poaeoideen und bei *Sorghum* nimmt die Sensibilität von der Spitze nach der Basis der Koleoptile allmählich ab, bei *Setaria* dagegen ist die ganze Koleoptile gleichmäßig empfindlich. Bei beiden Paniceen wurde das unmittelbar unter der Koleoptile gelegene Internodium, welches bekanntlich die geotropische Reaktion allein oder überwiegend ausführt, als geotropisch schwach oder gar nicht reizbar befunden. Dieses letztere Ergebnis würde wenigstens bei *Setaria* ein Analogon bilden zu den Ergebnissen Rotherts bei heliotropischer Reizung. Ein zweites Resultat Guttenbergs erblicke ich darin, daß er wenigstens in einzelnen Fällen eine einheitliche Krümmung des Keimsprosses vermißte und S-förmige Krümmungen erhielt. Und vielleicht das wichtigste Ergebnis ist, daß ihm gewisse Erfahrungen über den Ausgleich solcher S-Krümmungen zu der Schlußfolgerung einer Reizleitung von der Basis nach der Spitze führten.

Was mich veranlaßte, die von Haberlandt und Guttenberg behandelten Fragen nochmals experimentell durchzuarbeiten, war besonders das Problem der S-förmigen Krümmungen. Die Möglichkeit ihres Auftretens war durch Guttenberg bewiesen. Um so mehr mußte es auffallen, daß sie selbst bei den sehr gut reagierenden Graskeimlingen nur in so außerordentlich kleiner Anzahl zu konstatieren gewesen waren. Handelte es sich hier um einige abnorm reagierende Pflanzen, oder gehörte ein Bestreben der Pflanzenteile, zuerst nach Möglichkeit dem direkt auf sie einwirkenden Reiz zu folgen, in den natürlichen Gang der Reaktion?

Methodik.

Als Versuchspflanze für meine Untersuchungen an Keimwurzeln diente mir *Lupinus albus,* die sich durch sehr grades Wachstum und regelmäßige Keimung als sehr geeignet erwies. Von Gramineen-Keimlingen wählte ich besonders *Panicum miliaceum.* Das Wachstum der Koleoptile hält hier verhältnismäßig lange an, und demzufolge bricht auch das erste Laubblatt erst spät durch, wenigstens später als bei *Setaria italica,* die mir ebenfalls als Untersuchungsobjekt diente. Dazu kommt noch *Sorghum vulgare,* welches mir deswegen interessant erschien, weil Rothert hier auch im Internodium eine heliotropische Sensibilität feststellen

konnte. Aus der Gruppe der Poaeoideen wurde *Hordeum vulgare* gewählt. Von Dikotylenkeimlingen stellt *Helianthus annuus* das einzige Versuchsobjekt dar.

Das Ankeimen der Samen geschah wie gewöhnlich in feuchten Sägespänen nach vorhergehendem 24stündigen Einquellen in Wasser. Das weitere Wachstum verlief teils im Dunkeln (*Helianthus, Hordeum, Sorghum*), teils auf rotierendem Klinostaten im Licht. Dies letztere war bei *Panicum* und *Setaria* notwendig, um eine genügend lange Coleoptile zu erzielen, auch war eine Abstumpfung der störenden Lichtempfindlichkeit sehr erwünscht.

Der von mir in Anwendung gebrachte Piccard-Apparat ist derselbe, mit dem Jost seine Versuche an *Lupinus albus* machte (1912). Ich kann daher auf eine detaillierte Beschreibung verzichten und auf die genannte Arbeit verweisen. Einzelheiten über die Befestigung der Versuchspflanzen an den Rahmen werden jedesmal bei den einzelnen Versuchen angegeben werden.

Da es bei der Einstellung der Versuchspflanze in den Piccard-Apparat mit Hilfe des Horizontalmikroskopes nötig ist, dieselbe durch das Tageslicht oder eine künstliche Lichtquelle einseitig zu beleuchten, so ist die Gefahr vorhanden, störende und zu Irrtümern führende heliotropische Krümmungen hervorzurufen. Hierzu möchte ich folgendes bemerken: Die Zeitdauer, welche zur Einstellung nötig ist, beträgt nur etwa 3 Minuten. Bei Wurzeln führt eine so geringe Expositionsdauer von noch dazu nicht sehr starkem Licht wohl kaum zu einer heliotropischen Krümmung, die das Resultat beeinflussen könnte. Bei *Helianthus annuus* ist diese Gefahr sicherlich größer, wenn auch die heliotropische Präsentationszeit hier noch ziemlich groß ist. Ich half mir, indem ich die Versuchspflanzen vor dem Einstellen in den Apparat etwa 3 Minuten in entgegengesetztem Sinne heliotropisch reizte. Bei den sehr empfindlichen Graskeimlingen arbeitete ich ausschließlich im Dunkelzimmer und mit roter Lampe, welche, wie sich aus Vorversuchen ergab, keinerlei Krümmungen der Objekte herbeiführte. Auch zeigte das Spektroskop nur ein rotes Band.

Wenn man auf das Genaueste jede einzelne Phase der Krümmung untersuchen will, so ist es natürlich nicht angängig, bis zum Eintritt einer deutlichen Krümmung rotieren zu lassen, denn in diesem Falle ist die Pflanze doch, auch wenn man die Rotation, um nachzuschauen, hin und wieder unterbricht, größtenteils der Beobachtung entzogen. Auch sehe ich absolut keinen Grund, eine derart lange Rotationszeit in Anwendung zu bringen. Ich ließ die Pflanzen nur so lange rotieren, daß sich auf dem Klinostaten später deutliche Krümmungen einstellten. Daß die Rotationsdauer bei den verschiedenen Pflanzen und Versuchsanstellungen verschieden groß gewählt werden mußte, ist leicht erklärlich. Da ich keinen Wert auf Präsentationszeitbestimmungen legte, so sind die von mir in Anwendung gebrachten Rotationszeiten immer wohl um ein Bedeutendes länger als die Präsentationszeiten, immerhin wurde nur in verhältnismäßig seltenen Fällen bis zur eintretenden Reaktion geschleudert und nur dann, wenn ich mich überzeugt hatte, daß

diese Reaktion die erste war, das Übersehen irgend einer Reaktion im Rotationsapparat sich also außerhalb des Bereichs der Möglichkeit befand.

Nach der Rotation kamen die Pflanzen sofort auf den Klinostaten. Derselbe trug an der Achse eine runde Korkplatte von 15 cm Durchmesser und 2,2 cm Dicke. In die Korkplatte waren 10 Löcher gebohrt, die zur Aufnahme von dickwandigen Reagenzröhren dienten. Zur Aufrechterhaltung der nötigen Feuchtigkeit waren die Röhrchen in ihrem unteren Teile mit nassem Fließpapier ausgelegt. Als Verschluß der Röhrchen dienten Korkpfropfen, an die auch zugleich die Versuchspflanzen befestigt wurden und zwar entweder durch Einklemmen zwischen zwei vorstehende Korkleisten (*Lupinus*), oder durch Einklemmen zwischen die zu diesem Zweck in der Längsrichtung gänzlich halbierten Pfropfen. Um bei diesem letzteren Verfahren eine Verletzung der Keimlinge zu vermeiden, wurde in der Mitte des Pfropfens ebenfalls in der Längsrichtung eine zylindrische Aushöhlung angebracht, in der der Keimling durch nasse Baumwolle ohne schädlichen Druck festgehalten werden konnte. Der für die Reaktion in Betracht kommende Teil der Pflanze ragte, von außen gut sehbar, in die Röhrchen hinein.

Läßt man die Versuchspflanzen in der Art rotieren, daß die Rotationsachse horizontal steht, so ist, worauf schon Jost aufmerksam gemacht hat, die Schwerkraft nicht eliminiert, sondern sie vergrößert oder verkleinert in antagonistischen Lagen die Wirkung der Zentrifugalkraft. Ich will, da das prinzipiell Wichtige bei Jost ausführlich zu lesen ist, diese Verhältnisse kurz an einem praktischen Beispiel erläutern. Die Anzahl der Umdrehungen soll 11,5 in der Sekunde sein, dann ergibt sich für die einwirkenden Zentrifugalkräfte folgende Tabelle:

Entfernung von der Rotationsachse	Zentrifugalkräfte
1 mm	0,38 g
2 mm	0,76 g
3 mm	1,14 g
4 mm	1,52 g
5 mm	1,90 g

Betrachten wir nun die Art und Weise, wie sich Schwerkraft und Zentrifugalkraft in den verschiedenen Positionen kombinieren, und greifen wir als besonders charakteristisch die Stellungen heraus, bei denen sich die Pflanze in der Vertikalebene befindet, so ergibt sich in beiden Lagen, die hier möglich sind, eine ungleiche geotropische Reizung. Die beiden Zeichnungen Fig. 1 und 2, in welche die Zahlenwerte eingetragen sind, werden dies am besten erläutern. In Figur 1 ist die Pflanze, sagen wir eine Wurzel von *Lupinus albus*, so gestellt, daß die Spitze nach unten gerichtet ist. Ist die vorstehende Spitze 2 mm lang, so können wir kurz sagen, daß in dieser Position die Reizgröße zugunsten der Spitze verschoben ist. Der Punkt, in dem überhaupt keine Reizung stattfindet, liegt im

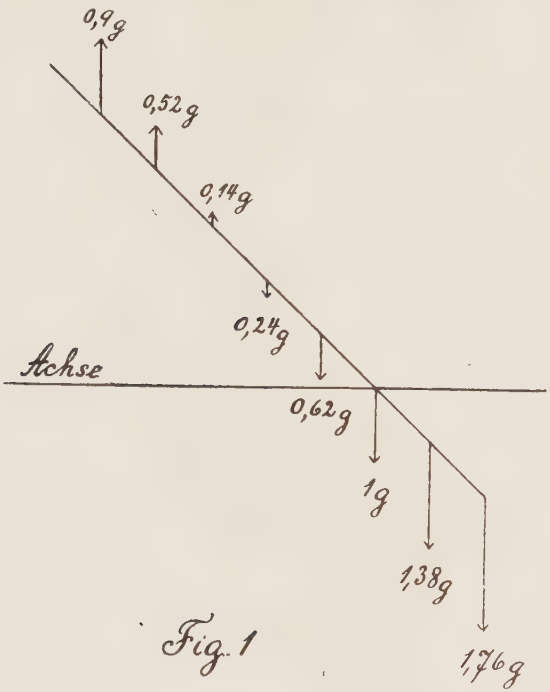
0,9 g
0,52 g
0,14 g
0,24 g
Achse
0,62 g
1 g
1,38 g
1,76 g

Fig. 1

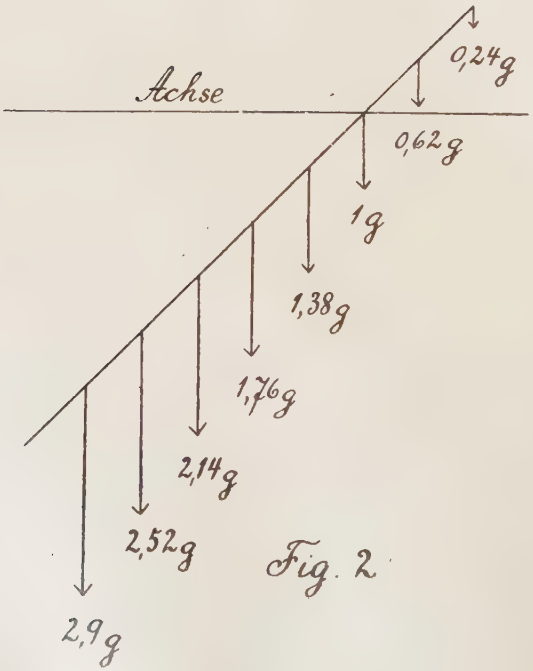
0,24 g
Achse
0,62 g
1 g
1,38 g
1,76 g
2,14 g
2,52 g
2,9 g

Fig. 2

Körper in einer Entfernung von ca. 2,6 mm von der Rotationsachse. In der entgegengesetzten Figur 2 findet überhaupt nur eine gleichsinnige Reizung der ganzen Wurzel statt. Der völlig ungereizte Punkt der Wurzel würde hier in 2,6 mm Entfernung von der Achse auf der Spitze liegen; er fällt also im vorliegenden Beispiel außerhalb derselben. Es findet demnach im Laufe einer Umdrehung eine Verschiebung des ungereizten Punktes der Wurzel, den ich der Kürze halber als Nullpunkt bezeichnen will, von über 5 mm statt, ein Betrag, der fast der Länge der Wachstumszone gleichkommt.

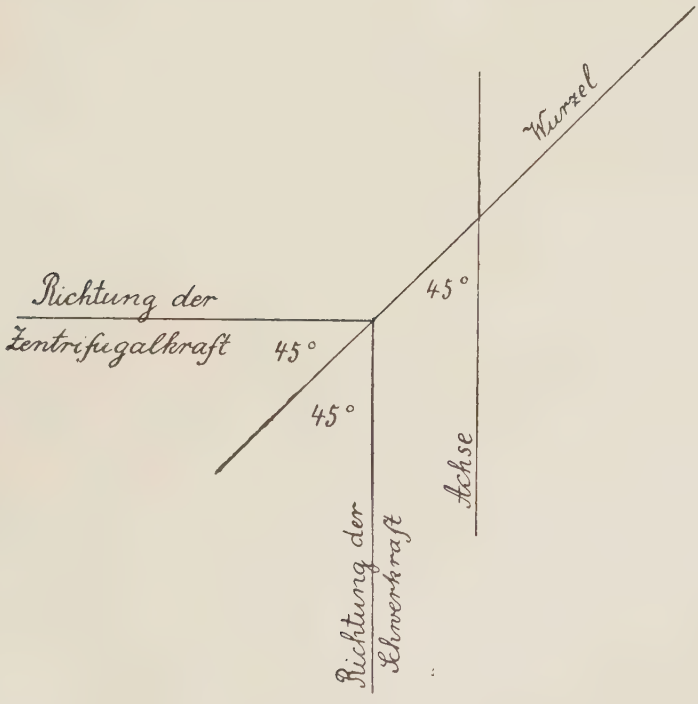

Fig. 3

Berechnet man in den beiden Positionen für jeden Punkt der Wurzel das arithmetische Mittel aus den in Betracht kommenden Reizgrößen (natürlich mit Berücksichtigung der Reizrichtung), so zeigt sich, daß die Schwerkraftwirkungen in den beiden antagonistischen Lagen sich völlig aufheben und die Wirkung der Zentrifugalkräfte übrigbleibt. Man kann also rechnerisch die Einwirkung der Schwerkraft, da sie sich in zwei entgegengesetzten Positionen immer entgegenarbeitet, unberücksichtigt lassen.

Anders verhält es sich aber, wenn man die Frage aufwirft, ob diese ungleichmäßige Art und Weise der Reizung nicht auf den

Verlauf der Krümmung, also der Reaktion, qualitativ oder quantitativ einen Einfluß ausübt, ob sie z. B. auf das Zustandekommen oder Nichtzustandekommen S-förmiger Krümmungen einwirkt. Diese Frage läßt sich nur auf experimentellem Wege entscheiden.

Um dieser Unsicherheit zu entgehen, versuchte ich eine modifizierte Art des Schleuderns. Die Modifikation bestand darin, daß die Rotationsachse nicht wie bei Haberlandt, Jost und Guttenberg horizontal, sondern vertikal gestellt wurde. In dieser Position wirkt die Schwerkraft nicht mehr in stets wechselnder Richtung auf die Wurzel ein, oder mit anderen Worten, die Wurzel wendet dem Erdmittelpunkt nimmer dieselbe Flanke zu. Da die Wurzel, oder korrekter gesagt, die Längsachse der Wurzel mit der Rotationsachse einen konstanten Winkel von 45° bildet, so ist auch der Winkel, den die Richtung der Zentrifugalkraft mit der Wurzelachse bildet, konstant 45°. Daraus resultiert endlich, daß Zentrifugalkraftrichtung und Schwerkraftsrichtung einen konstanten Winkel von 90° einschließen, wie das aus der Figur 3 hervorgeht. Nach dem Satz vom Parallelogramm der Kräfte kann man für jeden Punkt der Wurzel aus Zentrifugalkraft und Schwerkraft eine Resultierende berechnen, die wie die Einzelkräfte selbst konstant ist. Die Richtung, in der die Resultierende auf die Wurzel einwirkt, wechselt natürlich von Punkt zu Punkt, da aber für die Intensität des Reizes nur die senkrecht auf die Wurzel wirkende Komponente in Betracht kommt, so kann die Richtung der Resultierenden außer acht gelassen werden. Man hat also den Wert der Resultierenden in Gramm nur mit dem Sinus des Winkels zu multiplizieren, den die Resultierende mit der Längsachse der Wurzel bildet.

Praktisch verfährt man bei der Berechnung der Daten am besten folgendermaßen: Man berechnet zuerst für zwei beliebige Punkte den Rotationsradius r aus dem rechtwinkligen Dreieck MSP bezw. MS'P' (Fig. 4 u. 5) mit Hilfe des Sinus oder des Pythagoras. Aus der Formel $F = \frac{4{,}024 \cdot r}{\left(\frac{1}{n}\right)^2}$ wo F die Schleuderkraft und n die Zahl der Umdrehungen pro Sekunde bedeutet, erfolgt dann die Bestimmung der Schleuderkraft. Man rechnet nun am besten von beiden einwirkenden Kräften F und g sofort die auf der Wurzel senkrechten Komponenten F' und g' aus nach der Formel $F' = F \cdot \sin 45°$ bezw. $g' = g \cdot \sin 45°$. Diese beiden Komponenten F' und g' werden dann, je nachdem sie in gleicher Richtung oder entgegengesetzt wirken, addiert oder subtrahiert. Die Größe der Zentrifugalkraft und damit auch ihre senkrecht zur Wurzel wirkende Komponente F' ist proportional dem Rotationsradius r und damit auch der Entfernung des betreffenden Punktes von der Rotationsachse. Die Proportionalität wird durch das Addieren bezw. Subtrahieren von $\sin 45° = 0{,}70711$ nicht verändert. Man braucht also nur für zwei Punkte der Wurzel die senkrecht einwirkende Kraft in der angedeuteten Art zu berechnen. Alle übrigen Punkte ergeben sich dann leicht aus der erwähnten Proportionalität.

Zeichnet man in eine Figur (4 und 5) die senkrecht einwirkenden Gesamtkräfte für eine Reihe von Punkten graphisch ein, so daß also ein System von Loten auf der Wurzel resultiert, so kann man die Endpunkte dieser Lote durch eine grade Linie verbinden, welche die Wurzel schneidet. Diesen Schnittpunkt will ich wieder als Nullpunkt bezeichnen, da hier die geotropische Reizung der Wurzel den Wert 0 besitzt.

Die Lage des Nullpunktes bestimmt man am besten folgendermaßen: Von dem Gedanken ausgehend, daß im Nullpunkt die Resultierende aus Schwerkraft und Schleuderkraft in die Längsachse der Wurzel fallen muß, um eine senkrechte Komponente = 0 zu erzeugen, ergibt sich die Folgerung, daß die Schleuderkraft gleich der Schwerkraft sein muß, also gleich 1. Setzt man diesen Wert in die Formel $F = \frac{4{,}024 \cdot r'}{\left(\frac{1}{n}\right)^2}$ ein, so können wir den Rotationsradius r' des Nullpunktes als einzige Unbekannte aus dieser Formel berechnen. Aus dem Dreieck M O Q (Fig. 4 und 5) ergibt sich, da $\sphericalangle$ M Q O ein Rechter ist und die beiden gleichen Schenkel M Q und Q O bekannt sind (gleich r'), nach dem Pythagoras leicht die Hypothenuse M O, d. h. die Entfernung des Nullpunktes von der Rotationsachse.

Diese Rotationsmethode hat vor derjenigen des Schleuderns mit horizontaler Achse vor allen Dingen die feste Lage des Nullpunktes voraus, oder was dasselbe bedeutet, die in jeder Lage absolut konstant bleibende Intensität der Reizung, die man in Tabelle I nebst der Lage des Nullpunktes bei zwei verschiedenen Umdrehungsgeschwindigkeiten für einige Punkte der Wurzel berechnet findet. Die beigefügten Figuren No. 4 und 5 zeigen diese Verhältnisse in graphischer Darstellung.

Tabelle I.

Zahl der Umdrehungen pro Sek.	Lage des Nullpunktes in mm Entfernung von der Achse auf der Wurzel gemessen	Intensität der Reizung in einigen Punkten der Wurzel						Punkte der Wurzel in mm Entfernung vom Nullpunkt
		1	2	3	4	5	6	
11,5	2,6	0,26	0,53	0,8	1,06	1,33	1,6	Reizintensität in g
25,4	0,545	1,3	2,6	3,9	5,2	6,5	7,8	

Die Nachteile dieser Methode beruhen auf der Abhängigkeit der Lage dieses Nullpunktes von der Größe der Zentrifugalkraft, in praxi also von der Zahl der Umdrehungen und dem Winkel, den die Wurzel mit der Rotationsachse bildet. Zur Fixierung des Nullpunktes ist also absolute Konstanz der Umdrehungsgeschwindigkeit und des Neigungswinkels erforderlich. Eine Schwankung dieser

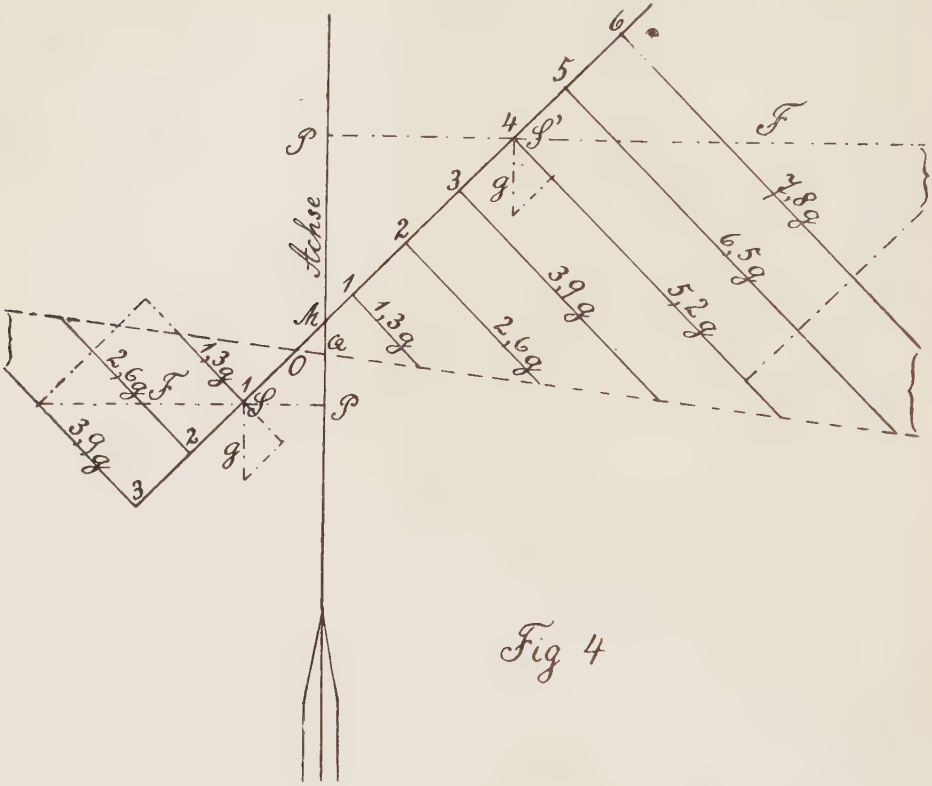
P
Achse
M
O
Q
P
F
F'
g
g'
1
2
3
4
5
6
1,3g
2,6g
3,9g
5,2g
6,5g
7,8g

Fig 4

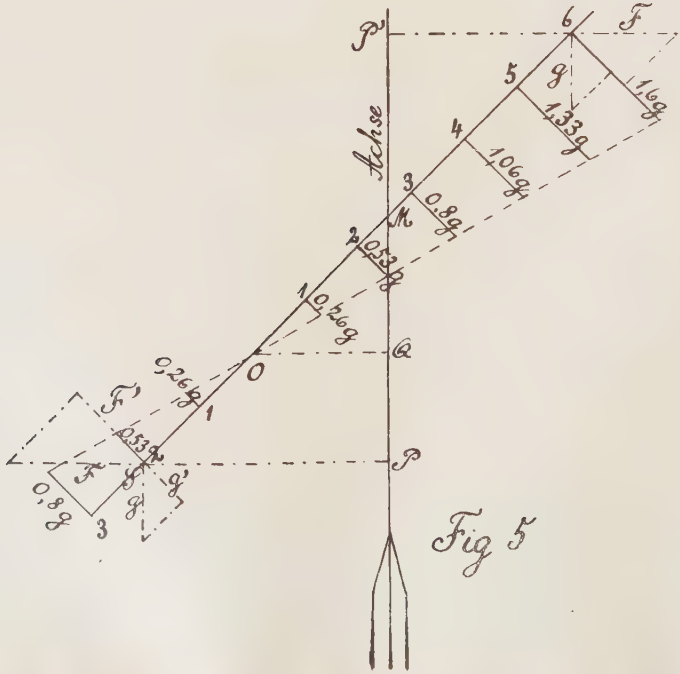
P'
Achse
M
O
Q
P
F
F'
g
g'
1
2
3
4
5
6
0,26g
0,53g
0,8g
1,06g
1,33g
1,6g

Fig 5

beiden Faktoren hat eine Lagenänderung des Nullpunktes zur Folge, welche verschieden groß ist, je nachdem die beim Versuch einwirkende Schleuderkraft groß oder klein ist. Folgendes Zahlenbeispiel soll dies näher erläutern: Vermindert sich im Laufe des Versuchs die Rotationsgeschwindigkeit um eine Umdrehung pro Sekunde, nimmt sie also den Wert 10,5 bezw. 24,4 Umdrehungen pro Sekunde an, so beträgt der Abstand des Nullpunktes von der Achse 3,1 mm bezw. 0,59 mm. Im ersten Fall ist demnach der Nullpunkt um 0,5 mm, im zweiten um 0,05 mm gegen seine ursprüngliche Lage verschoben.

Eine ähnliche Wirkung auf die Lage des Nullpunktes hat eine Veränderung des Neigungswinkels der Wurzel gegen die Rotationsachse. Die diesbezüglichen Daten sind aus der folgenden Tabelle II[1]) zu ersehen.

Tabelle II.

Rotationsgeschwindigkeit nach Tourenzahl pro Sek.	Neigungswinkel in °	Entfernung d. Nullpunktes von der Achse in mm	Verschiebung d. Nullpunktes in mm
11,5	35	1,5	1,1
	40	2,2	0,4
	45	2,6	0
	50	3,1	0,5
	55	3,8	1,2
25,4	35	0,38	0,12
	40	0,46	0,04
	45	0,5	0
	50	0,6	0,1
	55	0,77	0,14

Die Fehlerquellen bei mangelhafter Einstellung und schwankender Rotationsgeschwindigkeit sind also besonders bei langsamer Rotation ziemlich erheblich, sie lassen sich jedoch bei einiger Sorgfalt soweit einschränken, daß die Methode auch da noch brauchbar ist. Die Einstellung einer absolut graden Lupinenwurzel in den Winkel von 45° ist bei geeigneter Konstruktion des Apparates sehr exakt auszuführen. Ich erreichte dies durch Visieren der Wurzel mit dem Rand des genau gearbeiteten, der Befestigung des Keimlings dienenden Rahmens. Die Rotationsgeschwindigkeit bestimmt man am besten bei jedem Versuch, oder doch möglichst häufig, mit Hilfe eines Tourenzählers. Man kann dann eine etwaige

[1]) Die Tabelle wurde nach der Formel $\operatorname{tg}\varphi = \frac{4{,}024 \cdot r'}{\left(\frac{1}{n}\right)^2}$ und $x = \frac{r}{\sin\varphi}$ berechnet, wenn φ der Neigungswinkel der Wurzel zur Rotationsachse, r' der Rotationsradius des Nullpunktes, und x der Abstand des Nullpunktes von der Achse, auf der Wurzel gemessen, ist. Die erste Formel beruht auf der Überlegung, daß die senkrecht einwirkende Gesamtkraft dann gleich 0 wird, wenn die Zentrifugalkraft gleich $\operatorname{tg}\varphi$ wird. (Fig. 6.)

Schwankung leicht in Rechnung ziehen. Jedenfalls ist eine Zu- und Abnahme der Geschwindigkeit um eine ganze Umdrehung in der Sekunde viel zu hoch gegriffen. Eine Schwankung von einer halben Umdrehung pro Sekunde ist das äußerste, was ich nachweisen konnte.

Die Einstellung der Wurzel geschah in horizontaler Stellung der Rotationsachse mit Hilfe des Horizontalmikroskops, genau in der Art, wie es Jost beschreibt. Nach der Einstellung wurde der ganze Apparat umgelegt, so daß jetzt die Rotationsachse senkrecht stand. Um dieses Umlegen rasch und sicher ausführen zu können, befand sich der Rotationsapparat auf einem soliden Eichenbrett, gegen das ein zweites ebensolches unter rechtem Winkel angefügt

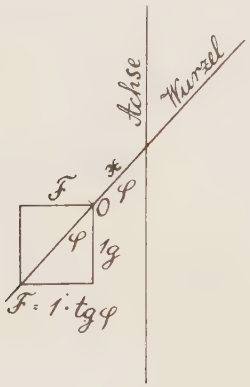

Fig 6

war. Die stabile Verbindung beider Bretter war durch Eisenbügel gesichert. Dieser ganze bisher beschriebene Teil des Apparates war mit Scharnieren auf einer Eichenplatte befestigt, und um diese Scharniere erfolgte die Drehung um 90° vor Beginn der Rotation. Im übrigen war durch eine sehr feste Verbindung des ganzen Komplexes mit einem in die Wand eingelassenen Steintisch eine Verschiebung irgend eines Teils des Apparates ausgeschlossen. Die ganze Operation von der Einstellung der Wurzel bis zum Beginn der Rotation nahm höchstens eine Minute in Anspruch.

Eigene Versuche.

1. Wurzeln von *Lupinus albus*.

Zu meinen Versuchen an Keimwurzeln benutzte ich ausschließlich *Lupinus albus*, sowie die im vorhergehenden ausführlich beschriebene Rotationsmethode mit vertikaler Achse. Es wurden

Tabelle III.

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Temp. in °	Bemerkungen
1	2,5	10	90	Spitze	18	
2	„	„	75	Spitze		
3	„	„	90	Spitze	20	
4	„	„	60	Spitze	19	
5	„	„	55	Spitze		
6	„	„	40	Spitze		
7	„	„	60	Spitze	20	
8	„	„	40	Spitze		
9	„	„	90	Spitze?		
10	„	„	105	0		
11	„	„	90	Spitze		
12	„	„	120	unregelmäßig nutiert		
13	„	„	90	Körper	18½	Krümmung schwach
14	„	„	120	0		
15	„	„	120	0		
16	„	„	90	Spitze	17½	
17	„	„	75	Spitze	18	
18	„	„	50	Spitze		
19	„	„	105	unregelmäßig		
20	„	„	50	Körper		
21	„	„	80	Spitze	20	
22	„	„	120	0		
23	„	„	80	Spitze	17	
24	„	„	67	Spitze		
25	„	„	60	Spitze		
26	„	„	55	Spitze		
27	„	„	50	Spitze		
28	„	„	120	0		
29	„	„	70	Spitze	18	
30	„	„	120	Spitze		
31	„	„	60	Spitze		
32	„	„	120	0		
33	„	„	50	Spitze	18½	
34	„	„	120	0		
35	„	„	75	Spitze		
36	„	„	120	0	17	
37	„	„	70	Spitze		
38	„	„	75	Spitze		
39	„	„	45	Spitze	19	
40	„	„	110	Spitze		
41	„	„	45	Spitze		
42	„	„	45	Spitze	20	
43	„	„	105	Spitze		
44	2	15	120	0		
45	„	„	60	Körper		
46	„	„	75	Körper		
47	„	„	60	Körper		
48	„	„		Körper		
49	„	„	120	0		
50	„	„	50	Körper		

(Fortsetzung von Tabelle III.)

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Temp. in °	Bemerkungen
51	2	15	30	Körper		
52	„	„	120	0		
53	„	„	45	Körper		
54	„	„	120	Körper		Erst nach 2 Std. kontrolliert
55	„	„	120	0		
56	„	„	75	Körper		
57	„	„	120	Körper?		
58	„	„	60	Körper		
59	„	„	120	0		
60	1	10	60	Körper	17	
61	„	„	120	Spitze?		Stark nutiert mit Komponente nach Spitze
62	„	„	120	0		
63	„	„	40	Körper		
64	„	„	65	Körper		
65	„	„	50	Körper		
66	„	„	50	Körper		
67	„	„	60	Körper		
68	„	„	40	Körper	20	
69	„	„	120	0		
70	„	„	90	Körper		
71	„	„	90	Körper		
72	„	„	60	Körper		
73	„	„	60	Körper		
74	„	„	90	Körper		
75	„	„	90	Körper		
76	„	„	90	Körper?		Sehr schwach
77	„	„	120	0		
78	„	„	50	Körper		
79	„	„	60	Körper		
80	„	„	45	Körper		
81	„	„	60	Körper		
82	„	„	120	0	18	
83	„	„	120	Körper?		Nutiert
84	„	„	80	Körper		
85	„	„	60	Körper		
86	„	„	90	Körper		
87	„	„	60	Körper		
88	„	„	120	0		
89	„	„	120	0		
90	„	„	90	Körper		
91	„	„	50	Körper		

im ganzen drei verschiedene Rotationsgeschwindigkeiten in Anwendung gebracht, nämlich die beiden schon geschilderten von 11,5 und 25,4 Umdrehungen pro Sekunde und später eine solche von 37,5.

Die Befestigung der Wurzeln an dem Kork der Rahmen geschah vermittels der Kotyledonen durch zwei Stecknadeln und durch Gipsbrei. Um ein passives Abschleudern oder Abbiegen der Wurzeln aus der Lage zu vermeiden, wurden sie ca. 1 cm hinter der Spitze noch durch eine Korkbrücke gestützt. Die von Jost verwendete Glasplatte wurde aus den Rahmen fortgelassen, um jede Eventualität einer Kontaktkrümmung auszuschließen. Die ca. 1 cm lange äußerste Spitze der Wurzeln ragte also frei hervor. Die Gesamtlänge der verwendeten Wurzeln betrug ca. 2 cm, höchstens 3 cm.

Es war die Aufgabe der Untersuchungen, bei verschieden starken Schleuderkräften den Gleichgewichtspunkt zu bestimmen, das heißt den Punkt, den man auf den Nullpunkt einstellen muß, damit die Reizung in Spitze und Körper sich grad die Wage hält. Von den drei Versuchsreihen ist diejenige, bei der eine Geschwindigkeit von 25,4 Touren pro Sek. in Anwendung kam, die am besten durchgeführte (Tabelle III). In übersichtlicher Form findet man die Resultate noch einmal in Tabelle IV zusammengestellt.

Tabelle IV.

Länge der Spitze in mm	Art der Reaktion		Keine oder unregelmäßige Krümmung	Gesamtzahl d. geschleuderten Pflanzen
	Spitzenkrümmung	Körperkrümmung		
2,5	31	2	11	44
2		11	4	15
1	1?	25	6	32

Es geht aus den Versuchen ohne weiteres hervor, daß hier nicht wie bei Haberlandt der Gleichgewichtspunkt zwischen 1 und 1,5 mm vom Nullpunkt entfernt ist, sondern zwischen 2 und 2,5 mm. Ich komme weiter unten auf diese Differenz der Resultate zurück.

In bezug auf die Art des Krümmungsverlaufes ist jedoch gegenüber Haberlandt nichts neues zu berichten. Die Krümmungen waren in allen Fällen einheitlich. S-Krümmungen waren niemals mit genügender Sicherheit festzustellen.

Die mit Hilfe einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 11,5 Touren pro Sekunde gewonnenen Resultate sind aus der Tabelle V und in übersichtlicher Form aus der Tabelle VI ersichtlich.

Die Wurzeln führen hier bei 1 mm vorstehender Spitze noch überwiegend Spitzenkrümmungen aus. Erst wenn das vorstehende Wurzelende 0,5 mm lang ist, sind auch Körperkrümmungen zu beobachten.

Tabelle V. Versuchsreihe mit 11,5 Umdrehungen pro Sek.

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	2,5	30	$2^1/_4$ Std.	0	
2	„	30	105 Min.	Spitze	
3	„	30	120 „	Spitze	
4	„	60	75 „	Spitze	
5	„	60	—	0	
6	„	30	—	0	
7	„	30	—	0	
8	„	30	120 Min.	Spitze	Krümmung sehr gering
9	„	60	sofort	Spitze	Krümmung gering u. zweifelh.
10	„	60		Spitze	
11	„	75		0	
12	„	60	90 Min.	Spitze	
13	„	75	90 „	Spitze	
14	„	75	60 „	Spitze	
15	„	60	120 „	0	
16	„	60	60 „	Spitze	
17	„	60	60 „	Spitze	
18	„	60	60 „	Spitze	
19	„	70	60 „	Spitze	
20	„	60	90 „	Spitze	
21	„	„		0	
22	„	„	60 „	Spitze	
23	„	„	120 „	0	
24	„	„	120 „	Spitze	
25	„	„	60 „	Spitze	[daher zweifelhaft
26	2	„	120 „	Spitze	Krümmung weit im Körper,
27	„	„	45 „	Spitze	Schon nach der Rotation et-
28	„	„	50 „	Spitze	[was gekrümmt
29	„	„	90 „	0	
30	„	„		nur nutiert	
31	„	„	3 Std.	0	
32	„	„	60 Min.	Spitze	
33	„	„	120 „	Spitze	
34	„	„	90 „	Spitze	
35	„	„	60 „	Spitze	
36	„	„	60 „	Spitze	
37	„	„	75 „	Spitze	[felhaft
38	„	„	60 „	Spitze	Krümmung schwach und zwei-
39	„	„		0	
40	„	„	120 „	0	
41	„	„	120 „	Spitze	
42	„	„	90 „	Spitze	Krümmung schwach
43	„	„	90 „	Spitze	
44	„	„	3 Std.	0	
45	„	„	$2^1/_2$ Std.	Spitze	Krümmung schwach
46	„	„		0	
47	„	„	3 Std.	Spitze	
48	„	„		0	
49	„	„	30 Min.	Spitze	
50	„	„		Körper	
51	1,5	„	40 „	Spitze	gleich nach Rot. etw. gekrümmt
52	„	„	sofort	Spitze	
53	„	„	„	Spitze	gleich nach d. Schleudern schw. nach Spitze, doch ging die Krüm-
54	„	„	„	Spitze	mung im Klinost. nicht weiter
55	„	45	$2^1/_2$ Std.	Spitze	zweifelhafte Krümmung
56	„	„	45 Min.	Spitze	Spitzenkrümmg. tritt schon gleich
57	„	„		0	[nach der Rot. schwach auf
58	„	„		0	
59	„	60	60 Min.	Spitze	
60	„	„	sofort	Spitze	
61	„	„	„	Spitze	
62	„	„	„	Spitze	

Fortsetzung von Tabelle V.

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Rotation	Art der Reaktion	Bemerkungen
63	1,5	45	90 Min.	Spitze	Krümmung schwach
64	„	45	120 „	0	
65	„	60	90 „	Spitze	Krümmung schwach u. zweifelh.
66	„	„	90 „	Spitze	
67-70	„	„		0	
71	„	„	60 „	Spitze	schwach
72	„	„	60 „	Körper	schwach
73	„	„	90 „	Spitze	schwach
74	„	„	60 „	Spitze	schwach
75	„	„	3 Std.	0	
76	„	„	2 „	0	
77	„	„	4 „	0	
78	„	„	150 Min.	Spitze	
79	„	„	5 Std.	0	
80	„	„	$3^3/_4$ Std.	0	
81	„	„	„	0	
82	1	30	40 Min.	Spitze	
83	„	60		0	
84	„	60	60 Min.	Spitze	schwach
85	„	60		nutiert	
86	„	60	60 Min.	Spitze	
87	„	60	60 „	Spitze	
88	„	60	90 „	Spitze	
89	„	30	60 „	Spitze	schon gleich nach d. Rot. etw. gekr.
90	„	60	sofort	Körper	schwach
91	„	60	„	Spitze	Krümm. geht a. d. Klin. nicht weiter
92	„	60	„	Spitze	nach 2 Std. im Klinost. wieder grad.
93	„	75	„	Spitze	schon nach Rotat. etwas gekrümmt
94	„	60	„	Spitze	schon nach Rotat. etwas gekrümmt
95	„	60	„	Spitze	
96	„	60	„	Spitze	
97	0,5	90	„	Spitze	
98	„	60	„	Körper	nach 1 Std. im Klinost. wieder grad.
99	„	60	20 Min.	Körper	schwach
100	„	60		0	
101	„	60	30 Min.	Spitze	nach 1 Std. im Klinost. wieder grad.
102 - 9	„	75-120		8×0	
110	„	120	110 Min.	Körper	
111	0	60	sofort	Körper	⎫ Krümmung sehr schwach, nach
112	„	„	„	Körper	⎭ 1 Std. im Klinost. wieder grad.
113	„	„	„	Körper	sehr gering und zweifelhaft
114	„	„		0	
115-17	„	45		3×0	
118	„	„	60 Min.	Körper	schwach
119-20	„	„		2×0	
121	„	60		0	
122	„	„	60 Min.	Körper	
123	„	„	45 „	Körper	
124	„	„	45 „	Körper	
125	„	„	60 „	Körper	
126	„	„	75 „	Körper	
127	„	„		0	
128	„	„		0	
129	„	75	60 „	Körper	
130	„	„		0	
131	0,5	60	60 „	Körper	erst nach 60 Min. kontrolliert
132	„	„	3 Std.	Körper	erst nach 3 Std. kontrolliert
133	„	„	sofort	Körper	
134	„	„	„	Körper	
135	„	„	„	Körper	
136	„	„		0	
137	„	45	35 Min.	Körper	
138	„	60	sofort	Körper	

Der Schluß, den man aus diesen Versuchen ziehen kann, wäre der, daß der Körper, also etwa die Hauptwachstumszone, bei geringerer Schleuderkraft weniger sensibel ist als bei größerer. In der Versuchsreihe mit 25,4 Umdrehungen pro Sek., wo in der Hauptwachstumszone (ca. 5 mm hinter der Spitze), beispielsweise bei 2 mm vorstehender Spitze, eine Kraft von 4 g wirkt, zeigt der Körper deutliche Sensibilität, die sich darin zu erkennen gibt, daß man die Spitze 2,5 mm lang wählen muß, um eine Krümmung in ihrem Sinne zu erhalten. Bei 11,5 Touren pro Sek. dagegen, wo die an der gleichen Stelle einwirkende Kraft nur ca. 0,8 g ist, zeigt sich der Körper für die Richtung der Krümmung wenig oder gar nicht ausschlaggebend, da schon eine 1 mm lange Spitze zur Hervorbringung einer Spitzenkrümmung genügt. Hier scheint also die Hauptwachstumszone schwächer oder gar nicht mehr sensibel zu sein. Diese Annahme, gemeinsam mit derjenigen einer Zunahme

Tabelle VI.

Länge der Spitze in mm	Art der Krümmung		Keine oder unregelmäßige Krümmung	Gesamtzahl der geschleuderten Pflanzen
	Spitzenkrümmung	Körperkrümmung		
2,5	17		8	25
2	16	1	8	25
1,5	17	1	13	31
1	12	1	2	15
0,5	2	3	9	14
0		10	10	20
— 0,5		7	1	8

der Sensibilität mit wachsender Schleuderkraft, würde die obenstehenden Ergebnisse am einfachsten erklären. Dazu wäre freilich noch nötig, vorauszusetzen, daß eine derartige Sensibilitätszunahme in der Spitze entweder überhaupt nicht oder in geringerem Grade aufträte. Wir würden es hier also mit einem Fall zu tun haben, wo das Reizmengengesetz Bachs keine Gültigkeit besitzt. Der Erfolg einer Reizung hängt nicht einfach von dem Produkt aus Reizgröße und Reizdauer ab, sondern die Reizgröße beeinflußt auch die Sensibilität.

Die Erfahrungen, die man an dekapitierten Wurzeln gemacht hat, stehen mit diesen Schlußfolgerungen in Einklang. Bekanntlich reagieren etwa $1^1/_2$ mm dekapitierte Wurzeln bei mehrtägigem Horizontalliegen nicht geotropisch, während sie bei höheren Schleuderkräften im Zentrifugalapparat gut und in verhältnismäßig kurzer Zeit reagieren. (Jost 1912.)

Diese Schlußfolgerungen aus unseren Versuchen haben zweifellos ein gewisses Interesse. Leider können sie aber nicht als völlig gesichert betrachtet werden, weil die in Tabelle V resümierten Versuche nicht so gut fundiert sind als die der Tabelle III. Vor allem bezieht sich die Unsicherheit auf die Versuchspflanzen No. 51—96 (Tab. V), bei denen die Spitze 1,5 bezw. 1 mm lang

war. Hier waren die Krümmungen meistens schon beim Herausnehmen aus dem Apparat nach einstündiger Rotation vorhanden und zeigten dann auf dem Klinostaten keine nennenswerte Intensitätszunahme. Es ist hier ein Feuchtigkeitsmangel nicht ganz ausgeschlossen; obwohl äußerliche Anzeichen dafür, wie Schlaffheit oder Verkürzung der Wurzel nicht zu bemerken waren. Also kann die Krümmung, die übrigens genau die Form einer geotropischen Krümmung hatte, nicht durch ein mechanisches Abbiegen der äußersten Spitze hervorgerufen sein.

Tabelle VII.

No.	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	2,8	10	90	Körper	
2	„	„	60	Körper	
3	„	„	120	Körper	
4	„	„	„	Körper	
5	„	„	„	Körper	
6	„	„	„	Spitze	
7	„	„	„	Spitze	
8	„	„	90	Spitze	
9	2,5	„	120	0	
10	„	„	„	Körper?	Krümmung sehr schwach u. zweifelhaft
11	„	„	90	Spitze?	zweifelhafte Krümmung
12	„	„	75	Spitze	sehr schwach
13	„	15	„	Spitze	
14	„	„	60	Spitze	
15	„	„	120	Spitze	
16	„	„	„	0	
17	„	„	„	0	} im Klinostaten in der Hauptnutationsebene nutiert
18	„	„	„	0	
19	„	„	„	0	
20	2,2	10	„	Spitze?	Krümmung liegt reichlich weit hinten
21	„	„	165	0	
22	„	„	135	Spitze	
23	„	15	90	Spitze	
24	1,8	„	120	Körper	schwach
25	„	„	105	Körper	
26	„	„	75	Körper	
27	„	„	sofort	Spitze	sof. nach d. Rot. sehr schwache Krümmg.
28	„	„	—	Körper	

Die übrigen Wurzeln dieser Versuchsreihe wurden durch langsames Auftropfen von Wasser einwandfrei feucht gehalten. Es reagieren die Exemplare 26—50, bei denen die vorstehende Spitze 2 mm lang ist, schon nach Spitze, während die genau so weit vorstehenden Wurzeln 45—59 der Tabelle III noch Körperkrümmung zeigen. In den Versuchen, die mit 0,5 mm vorstehender Spitze gemacht wurden, sind die Resultate ganz zweifelhaft: Von 14 Wurzeln reagieren 2 nach Spitze, 3 nach Körper und 9 zeigen keinerlei Reaktion. Wodurch diese Unsicherheit und dieser Mangel

einer unzweideutigen Reaktion hervorgerufen wird, darüber können höchstens Vermutungen gemacht werden. Erhebliche Schwankungen in der Lage des Nullpunktes sind sicher nicht vorhanden; vielleicht spielt hier die Reizleitung eine Rolle, indem sie das Zustandekommen einer Krümmung bei annähernd gleichstarker Reizung der Spitze und des Körpers verhindert.

Auf Grund der geschilderten Ergebnisse hätte man erwarten können, daß bei einer noch höheren Rotationsgeschwindigkeit als 24,5 Touren pro Sek. der Gleichgewichtspunkt noch weiter nach der Wurzelbasis hin verschoben werden würde. Ich habe zu diesem Zweck eine dritte Geschwindigkeit von 37,5 Umdrehungen i. d. Sek. in Anwendung gebracht. Doch wurden meine Erwartungen nicht bestätigt, wie die Tabelle VII und die Übersichtstabelle VIII zeigen.

Tabelle VIII.

Länge der Spitze in mm	Art der Krümmung		Keine oder unregelmäßig gekrümmte Wurz.	Gesamtzahl der geschleuderten Pflanzen
	Spitzenkrümmung	Körperkrümmung		
2,8	3	5		8
2,5	6	5		11
2,2	3		1	4
1,8	1	4		5

Es sind die mit dieser großen Schleuderkraft gewonnenen Resultate, trotzdem hier ein Schwanken des Nullpunktes, welcher 0,25 mm von der Achse entfernt liegt, absolut ausgeschlossen ist, sehr unregelmäßig. Es läßt sich aber doch soviel erkennen, daß erst etwa bei 2 mm langer Spitze der Gleichgewichtspunkt liegen muß, was mit dem Resultat der ersten Versuchsreihe übereinstimmt.

Vielleicht liegt der schon Seite 19 im Anschluß an Tabelle III berührte Unterschied zwischen den Versuchsergebnissen Haberlandts und den meinigen an der geringeren Umdrehungsgeschwindigkeit, die Haberland in Anwendung brachte, sie betrug 18—20 Touren in der Sek. Auffallend ist jedenfalls, daß die einzige Wurzel, die bei Haberlandt bei 1,5 mm überstehender Spitze schon Spitzenkrümmung zeigte, mit der sehr geringen Geschwindigkeit von 5 Umdrehungen pro Sek. geschleudert worden war.

Da sich ein wesentlicher Unterschied zwischer der Rotation mit horizontaler und vertikaler Achse, besonders was den Verlauf der Krümmung anbelangt, nicht ergeben hat, so kehrte ich bei den jetzt folgenden Versuchen zu der erstgenannten Methode zurück, vor allen Dingen deshalb, weil sie entschieden leichter und schneller zu handhaben ist.

Helianthus annuus.

Waren an Keimwurzeln von *Lupinus albus* keine S-Krümmungen zu verzeichnen gewesen, so schien es bei weiteren Unter-

suchungen dieser Art ratsam, ein Objekt auszusuchen, welches eine möglichst lange Wachstumszone aufzuweisen hatte. Nach einigen Voruntersuchungen entschied ich mich für das Hypokotyl von *Helianthus annuus*. Die beigefügte Tabelle IX zeigt die Verteilung des Wachstums innerhalb von 24 Stunden, die in der üblichen Weise durch Tuschemarken bestimmt wurde.

Tabelle IX.

Pflanze No.		Länge der ursprünglich 2 mm langen Zone nach 24 Stdn.											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Zone No.	1	2,8	2,5	2,9	2,5	3	2,3	2,5	2,5	2,2	2,5	2,5	2,5
	2	2,5	2,9	2,6	2,5	2,6	2,2	2,5	2,3	2,8	2,5	2,3	3
	3	2,5	2,6	3,5	3	2,8	2,9	2,3	3,2	3,2	2,8	3	3
	4	2,5	2,9	3	3,4	2,8	2,9	2	3	3,5	3,5	3,2	2,8
	5	2,8	3	2,8	2,5	2,8	2,6	2	2,8	3	2,8	3	3
	6	2,5	2,5	2,6	2,5	2,5	2,6	2	2,5	2,6	2,2	2,8	2,6
	7	2	2,2	2,2	2,5	2,2	2,3	2	2,2	2,2	2	2,3	2
	8	2	2,2	2	2+	2	2	2	2,2	2,2	2	2	2
	9	2	2	2	2	2	2	2	2	2		2	2
Gesamtlänge d. Hypokotyls vor dem Versuch in mm		26	17	19	25	20	18	18	20	25	16	18	18

Es geht aus der Tabelle hervor, daß die Zone, in der noch ein makroskopisch erkennbares Wachstum stattfindet, bei Helianthushypokotylen ca. 14—16 mm lang ist. Innerhalb dieser Zone ist das Wachstum so verteilt, daß meistens, aber durchaus nicht immer, das etwa 4 mm lange, direkt unter den Kotyledonen gelegene und bekanntlich positiv geotropische Stück etwas weniger wächst, als die dann folgende etwa 4—6 mm lange maximale Wachstumszone. Im übrigen sind die Wachstumsdifferenzen in den einzelnen Teilen des Hypokotyls, abgesehen von den basalgelegenen, keine sehr großen, der Zuwachs ist also verhältnismäßig gleichmäßig verteilt. Bei einfachem Horizontallegen zeigten die Pflanzen unter den Verhältnissen, unter denen ich arbeitete, eine Reaktionszeit von ca. $1^1/_2$ Stunden bis zu einer für das Auge deutlich sichtbaren Krümmung.

Ich benutzte für diese Versuche wie für alle folgenden dieselbe Umdrehungsgeschwindigkeit von 25,4 Touren pro Sek. bei horizontal gestellter Rotationsachse. Die bei den Wurzeln fortgelassene Glasplatte an den Rahmen wurde beibehalten, um das ziemlich weit vorstehende Versuchsobjekt an einer Entfernung aus der Lage nach Möglichkeit zu hindern. Die Befestigung geschah in geeigneter Weise durch Korkstückchen und Stecknadeln. Die Wurzeln wurden der Hauptsache nach mit einem scharfen Messer abgeschnitten, eine Maßnahme, welche auf die Reaktionsfähigkeit der Pflanzen ohne merklichen Einfluß war. Um einen festen Anhaltspunkt für die Einstellung zu haben, brachte ich am Hypokotyl, und zwar unmittelbar hinter der positiv geotropischen Krümmung

des Spitzenstücks, eine Tuschemarke an. Das oberhalb dieser Markierung liegende Stück war im Mittel 4 mm lang. In den Angaben unter der Rubrik „Länge der Spitze“ in der Tabelle No. X ist es nicht berücksichtigt.

Tabelle. X. *Helianthus annuus.*

No.	Länge der Spitze in mm	Länge der Pflanze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	6,6	20	60	60	Körper	Krümmung zieml. weit unten
2	„	20	„	[120]	Körper	
3	„	ca. 20	„	60	S	Die S-Krümm. war nach 7 Std. noch da
4	„	„	„	60	Körper	
5	„	25	„	180	Körper	3teil. Krümmung
6	„	25	„	60	Körper	3teil. Krümmg. nach 4 Std. noch da
7	„	ca. 25	„	60	Körper	3teil. Krümmg. nach $4^1/_2$ Std. nur Flacherwerden der Krümmg.
8	„	„	„	60	Körper	3teilige Krümmung
9	12	35	„	60	S	nach 7 Std. kaum verändert, nach 9 Std. abgeflacht
10	9	25	„	120	S	Körperkrümmung vorherrschend, 6 Std. später noch nicht veränd.
11	9	30	„	60	S	
12	9	25	„	60	S	
13	12	33	„	60	S	nach 6 Std. nur gering abgeflacht
14	12	33	„	60	Körper	
15	15	36	„	60	S	nach 3 Std. abgefl., aber noch zu sehen
16	15	40	„	50	S	
17	12	35	„	60	Spitze	
18	8	25	„	60	S	nach 5 Std. nicht vermindert
19	12	36	„	60	S	
20	11	28	„	60	Körper	
21	11	28	„	60	S	
22	15	32	„	90	S	
23	9	25	„	60	Körper	
24	12	30	„	75	S	
25	11	25	„	60	S	
26	14	30	90	sofort	S	
27	15	32	90	30	Spitze	
28	16	30	60	sofort	S	
29	13	30	„	90	Spitze	
30	15	28	„	60	S	Spitzenkrümmung überwiegt
31	16	42	„	60	S	
32	13	40	„	30	S	
33	13	40	„	60	S	Krümmung 3 Std. nach dem Schleudern zwar sehr vermindert, aber noch vorhanden

Die mit *Helianthus* erhaltenen Resultate sind aus der Tabelle zu ersehen. Am meisten fällt hier die große Zahl der mit „S“ bezeichneten S-förmigen Krümmungen in die Augen; sie traten bei 20 von 33 Versuchspflanzen auf. Es ist danach als absolut sicher anzusehen, daß wenigstens bei *Helianthus* unter den vorliegenden Versuchsbedingungen die „S“-Krümmungen den normalen Reaktionsverlauf darstellen.

Doch noch einige andere Ergebnisse lassen sich aus der Tabelle herauslesen. Es ist (man vergleiche die Pflanzen No. 11 und No. 22) gleichgültig, ob man ein ca. 30 mm langes Hypokotyl 9 mm oder 15 mm vorstehen läßt; es kommt in beiden Fällen eine S-Krümmung zustande. Ähnliches zeigen fast alle übrigen Versuchspflanzen.

Einen interessanten Typus in der Reaktionsweise zeigen die Pflanzen No. 1, 2 und 4–8. Hier war offenbar das vorstehende Spitzenstück nicht groß genug, um eine selbständige Krümmung auszuführen, denn es liegt zwischen zwei Zonen, welche ein ihm entgegengesetztes Reaktionsbestreben haben. Diese beiden Zonen sind die äußerste Spitze des Hypokotyls, welche positiv geotropisch ist, und der Körper. Es ist klar, daß die äußerste Spitze, die in den Kulturen häufig aus unbekannten Gründen noch nicht nach

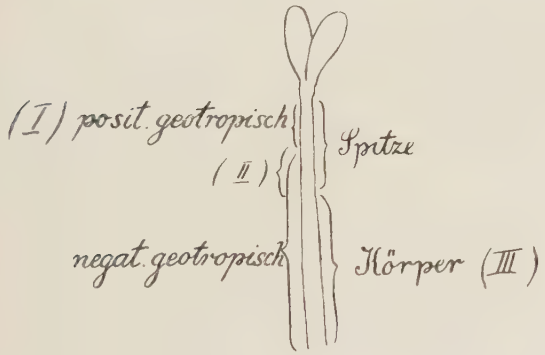

Fig. 7

Fig. 8

unten geneigt ist und der Körper bei entgegengesetzt gerichteter Reizung nach der gleichen Seite reagieren müssen. Tritt nun der Fall ein, daß die Mittelzone (Zone II in Fig. 7) zu kurz ist, so wird sie die angestrebte Krümmung nicht ausführen können. Es kommt dann am ganzen Hypokotyl zu einer Körperkrümmung, die aber häufig (siehe Fig. 8) nicht einfach und kontinuierlich ist, sondern in drei Teile zerfällt. Die Zone II hat zwar ihr eigenes Krümmungsbestreben nicht zu einer wirklichen Krümmung durchsetzen können, wohl aber zu einer Unterbrechung in der Kontinuität der Körperkrümmung.

Sehr auffallend und für die Beurteilung der Reizleitung wichtig ist ferner die außerordentliche Langsamkeit, mit der die S-förmigen Krümmungen auf dem Klinostaten ausgeglichen werden. Bei Pflanze No. 3 war die Krümmung 7 Stunden nach Ende des Versuchs noch wahrzunehmen. Ebenso verhielt sich Pflanze No. 9, die erst nach 9 Stunden eine merkliche Gradestreckung zeigte.

Bei No. 10 war die Krümmung nach 6 Stunden noch nicht zurückgegangen; das Gleiche gilt für No. 13 und No. 18. Am schnellsten trat eine weitgehende Abflachung der Krümmung bei No. 15 und 33 ein. Hier waren 3 Stunden, vom Ende des Versuches gerechnet, nötig, um sie bis auf geringe aber noch sichtbare Spuren zum Verschwinden zu bringen. Aus allen bisher geschilderten Tatsachen geht mit Deutlichkeit hervor, daß die Reizleitung bei *Helianthus annuus* zum mindesten als sehr langsam und geringfügig angenommen werden muß, wenn sie nicht überhaupt gänzlich fehlt.

Eine genaue Feststellung der Verteilung der Sensibilität im Hypokotyl von *Helianthus* mit Hilfe der Piccardschen Methode erscheint nach dem Gesagten als aussichtslos. Aus einer S-Krümmung ist nur dann etwas zu schließen, wenn am Klinostaten die Körperkrümmung die Spitzenkrümmung überwindet oder umgekehrt. Im ersteren Fall wäre dann eine Überlegenheit des Körpers über die Spitze zu konstatieren, im zweiten Fall das Gegenteil. Ein derartiges Verhalten habe ich aber nie beobachtet. Auch die Tatsache, daß das Längenverhältnis vom Körper zur Spitze zur Erlangung einer S-Krümmung in so weiten Grenzen schwanken darf, sowie die geringe Reizleitung, lassen die Piccardsche Methode für die Untersuchung der Empfindlichkeitsverteilung bei *Helianthus* wenig geeignet erscheinen.

Will man trotzdem über die Verteilung der Sensibilität im Hypokotyl von *Helianthus* Aufschluß gewinnen, so besteht die einzige Möglichkeit dazu in einem genauen Vergleich der Wachstumsintensität der einzelnen Zonen mit dem Krümmungsverlauf nach einfachem Horizontallegen. Krümmt sich eine langsam wachsende Zone schneller als eine rasch wachsende, so kann man sie mit großer Wahrscheinlichkeit als die empfindlichere ansehen. Aus Vergleichen dieser Art ging jedoch nur hervor, daß sich die am schnellsten wachsenden Zonen auch zuerst krümmen. Unter diesen 4—5 Zonen à 2 mm eine Entscheidung zu treffen, ist mir nicht gelungen, obgleich ich eine der Tröndleschen ähnliche Methode benutzte, die darin bestand, daß ich das Bild der horizontal gelegten, mit 2 mm voneinander entfernten Tuschemarken versehenen Pflanze durch ein Prisma auf Papier projizierte. Ich war dadurch imstande, die Tuschemarken auf das genauste in ihren gegenseitigen Abständen aufzuzeichnen und zu kontrollieren.

Hordeum vulgare.

Ein dem Hypokotyl von *Helianthus* in mancher Hinsicht entgegengesetztes Verhalten zeigt die Coleoptile von *Hordeum vulgare*. Wir haben es hier vor allen Dingen mit einem Keimling zu tun, welcher in seiner ganzen Ausdehnung qualitativ in gleicher Weise sensibel ist und nicht wie *Helianthus* an der äußersten Spitze positiven, im übrigen negativen Geotropismus zeigt. Außerdem hat schon Guttenberg nachgewiesen, daß bei langer Rotationsdauer eine einheitliche Reaktion eintritt, die dann im Sinne der Spitze ausfällt, wenn das vorstehende Spitzenstück mindestens 4,5 mm

Tabelle XI. *Hordeum vulgare.*

No.	Länge des Keimlings in mm	Länge der Spitze in mm	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	35	4,5	25	50	S	Krümmung 2 Std. 20 Min. nach dem Schleudern gleichmäßig ausgeglichen.
2	37	4,5	25	50	S	Körperkrümmuug überwiegt. Spitzenkrümmung ist aber 1 Std. 20 Min. nach dem Schleudern noch zu sehen.
3	40	4,5	25	30	S	70 Min. nach dem Schleudern wieder grad. Am stärksten von allen gekrümmt.
4	25	3	25	30	Körper	
5	35	4,5	25	10	S	10 Min. nach dem Schleudern Beginn, $^1/_2$ Std. nach dem Schleudern Höhepunkt der starken S-Krümmung, nach 1 Std. 30 Min. wieder gleichmäßig ausgeglichen.
6	37	4	25	35	S	
7	22	4,5	25	25	S	
8	28	4,5	25	20	Körper	Nach 1 Std. 20 Min. wieder grad.
9	18	4	25	25	Spitze	
10	19	4	25	20	S	Beginn der S-Krümmung schon nach 10 Min. Nach $^1/_2$ Std. hat die Spitzenkrümmung die Körperkrümmg. überwunden. Letztere fast gänzl. verschwdn. Nach 2 Std. 10 Min. Pflanze ganz grad.
11	18	3,5	25	10	S	
12	20	3,5	20	60	Körper	
13	20	4	30	30	S	Spitzenkrümmung stark, Körperkrümmung schwach. Nach 1 Std. 20 Min. wieder grad.
14	18	4	25	30	S	Körperkrümmung tritt zuerst stark auf, Spitzenkrümmung legt sich erst 30 Min. später an.
15	18	4	25	15	S	
16	30	4	25	10	S	Körperkrümmung überwiegt. Spitzenkrümmung jedoch nicht ganz verdrängt. Nach 35 Min. stärkste S-Krümmung.
17	33	4	20	sofort	Spitze	
18	30	4	20	15	S	
19	30	4	20	sofort	S	Zuerst Spitzenkrümmung. Körperkrümmung tritt erst 1 Std. später hinzu.
20	36	4,5	20	60	S	
21	35	4,5	25	50	S	
22	32	4,5	25	30	S	
23	35	4,5	25	30	S	

lang ist. Das Vorhandensein einer ziemlich schnellen Reizleitung war damit erwiesen. Es war aber doch auffallend, daß trotz der recht langen Wachstumszone keine S-förmigen Krümmungen aufgetreten waren. Es mußte hier also eine noch viel schnellere Reizleitung existieren als in der Lupinuswurzel. Von dem Gedanken ausgehend, daß eine kürzere Rotationsdauer für die genauere Feststellung des Krümmungsverlaufes förderlich sein würde, ließ ich die Pflanzen nur 20—25 Minuten lang rotieren. Der Erfolg war, wie die Tabelle XI zeigt, ganz frappant: Von den 23 Versuchsobjekten gaben 18 eine S-Krümmung.

Daraus geht mit Evidenz hervor, daß ein prinzipieller Unterschied im geotropischen Verhalten zwischen Helianthushypokotylen und der Coleoptile von *Hordeum* nicht existiert. Bei beiden reagiert jeder Teil des Organs zuerst allein für sich auf den direkt auf ihn einwirkenden Reiz. Erst später erfolgt die Reaktion auf den zugeleiteten Reiz.

Interessant ist auch der Ausgleich der S-Krümmungen, der im Gegensatz zu *Helianthus* mit bemerkenswerter Schnelligkeit vor sich geht. Zwei Stunden nach Schluß der Rotation waren die Krümmungen längstens wieder ausgeglichen. Sehr instruktiv ist z. B. Pflanze No. 3, welche die stärkste beobachtete Krümmung aufzuweisen hatte. Sie zeigte 30 Minuten nach beendeter Rotation den Höhepunkt der Reaktion und war 40 Minuten später wieder vollkommen grad. Die sorgfältige Beobachtung des Verlaufs dieser Gradestreckung ergab eine ganz gleichmäßige Abflachung beider Krümmungen. Dies scheint mir nur durch die Annahme sowohl einer basipetalen als auch einer akropetalen Reizleitung erklärbar zu sein. Daß der Autotropismus hier nicht in Frage kommt, zeigt folgender Versuch. Ich exponierte 10 Hordeum-Keimlinge $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde lang durch Horizontallegen und brachte sie auf den Klinostaten, wo sie bald eine deutliche Nachkrümmung zeigten. Diese Krümmung war $4^1/_2$ Stunden nach ihrem Auftreten noch, obwohl etwas nach der Basis fortgeschritten, zu sehen, ja acht von diesen zehn Pflanzen waren sogar nach 16 Stunden noch nicht wieder grad.

Über den Verlauf der Reaktion sei noch folgendes bemerkt: Im allgemeinen treten beide Teile der S-Krümmung in der aus der Tabelle ersichtlichen Zeit gleichzeitig auf, doch habe ich auch zwei Fälle beobachtet, wo zuerst die eine Krümmung auftrat und die andere erst in ziemlich weitem zeitlichem Abstand folgte. Bei No. 14 trat 30 Minuten nach beendeter Rotation eine Krümmung des Körpers auf, der erst 30 Minuten später eine Spitzenkrümmung folgte. No. 19 zeigt den umgekehrten Fall, wie aus der Tabelle ersichtlich ist. Wie diese beiden Fälle sich in bezug auf Reizleitung erklären lassen, muß dahingestellt bleiben.

Recht instruktiv ist schließlich das Verhalten der Versuchspflanze No. 10. Hier trat nach verhältnismäßig kurzer Zeit (10 Minuten nach Rotation) eine S-Krümmung auf. 20 Minuten später hatte die Spitzenkrümmung sich derart auf Kosten der Körperkrümmung ausgebreitet, daß von der letzteren kaum noch Spuren vorhanden waren. 1 Std. 40 Min. später war die Pflanze

wieder grad. Betrachtet man im Anschluß hieran die Objekte 4, 8, 9, 12 und 17, die nur eine einheitliche Krümmung zeigten, so erscheint es sehr plausibel, daß das Verhalten der Pflanze No. 10 einen Übergang bildet zwischen S-förmiger und einheitlicher Krümmung.

Da bei den Guttenbergschen Versuchen mit *Avena sativa* sich S-Krümmungen mehrfach eingestellt hatten, so nahm ich an, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen *Avena* und *Hordeum* nicht existiere. Ich wandte mich deswegen der Untersuchung einiger Paniceen zu, die mir nach den sehr ausnahmereichen Resultaten Guttenbergs bei *Setaria italica* geboten erschien. Zur Untersuchung kamen, wie in der Einleitung bereits gesagt wurde, *Panicum miliaceum, Setaria italica* und *Sorghum vulgare.*

Panicum miliaceum.

Eine genaue Beschreibung der Keimpflanze von *Panicum* hat bereits Rothert in seinen Untersuchungen über Heliotropismus gegeben. Es sind besonders das langanhaltende Wachstum der Coleoptile und der späte Durchbruch des ersten Blattes, welche *Panicum miliaceum* zu einem verhältnismäßig günstigen Untersuchungsobjekt machen. Da die Keimlinge, wie schon im methodischen Teil bemerkt, am Licht auf rotierendem Klinostaten erzogen wurden, betrug die Länge der Coleoptile ca. 4—8 mm gegenüber einem Internodium von 10—20 mm im Durchschnitt.

Da Rotherts Versuche im Internodium von *Panicum miliaceum* keine heliotropische Sensibilität feststellen konnten, und Guttenberg für das Internodium der nahe verwandten *Setaria italica* auch eine Unempfindlichkeit für geotropische Reize konstatierte, so glaubte ich anfangs, daß sich *Panicum* ähnlich verhalten würde. Ich hatte also ursprünglich die Absicht, nur die Verteilung der Empfindlichkeit in der Coleoptile zu untersuchen.

Nach den Befunden Guttenbergs an *Setaria italica* mußte, wenn mehr als die Hälfte der Coleoptile vorstand, eine einheitliche Spitzenkrümmung erfolgen. Dies war aber durchaus nicht der Fall. Vielmehr traten in der Mehrzahl der Fälle Körperkrümmungen oder S-Krümmungen auf, und zwar lag bei den S-förmig gekrümmten Pflanzen die Körperkrümmung der Hauptsache nach im Internodium, die Spitzenkrümmung im äußersten Ende der Coleoptile. (Tabelle XII und Übersichtstabelle XIII.) Zur Erklärung dieser Tatsache mußte man entweder eine überlegene Sensibilität der Coleoptilenbasis gegenüber der Spitze annehmen oder dem Internodium eine ziemlich erhebliche Sensibilität zuschreiben. Das letztere ist nun tatsächlich der Fall, wie aus den Versuchen 57—73 hervorgeht. Es treten somit auch S-Krümmungen auf, wenn man die ganze Coleoptile vorstehen läßt, also entgegengesetzt zum Internodium reizt.

Einen weiteren Beweis für die Perzeptionsfähigkeit des Internodiums bieten dann noch die Dekapitationsversuche. Schneidet man nämlich die Coleoptile dicht unterhalb des Knotens ab und

Tabelle XII. *Panicum miliaceum.*

Laufende Nummer	Länge der Coleoptile in mm	Länge des Internod. in mm	Länge der vorragend. Spitze i. mm	dasselbe in % der Coleopt.	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	—	—	—	—	30	10	Körper	
2	4	—	2,5	62	30	sof.	„	
3	6	—	1,5	25	15	25	„	Die Körperkrümmung beginnt in der äußersten Spitze, trotzdem diese entgegengesetzt gereizt war
4	4,5	—	2,5	55	30		„	
5	5,5	—	1,5	27	20	30	„	Die Krümmung zuerst in der Koleoptile, nach 1 Stde. auch im Internodium.
6	5,5	—	1,5	27	15	45	„	Krümmung nur im Internodium.
7	5	—	1,5	30	15		0	Nicht gekrümmt.
8	5,5	—	1,5	27	30	sof.	S	Zuerst geringe Spitzenkrümmung (Asymetrie der äußersten Spitze), nach $^1/_2$ Std. Körperkrümmung im Epikotyl (Intern.). Die Asym. der Spitze noch nach $1^1/_2$ Stde. zu sehen.
9	4	—	1,5	37	30	sof.	Körper	
10	4	—	1,5	37	30	60	0	
11	4	—	1,5	37	30	sof.	Körper	Krümmung sofort in der äußersten Spitze nach Körper. Nach $^1/_2$ Std. ganze Col. gekrümmt, nach $1^1/_2$ Stde. nur noch das Internodium.
12	7	—	2,2	31	30	10	„	Nach 25 Minuten tritt eine ganz geringe Asymetrie der Spitze nach Sp. auf.
13	5	—	1,5	30	30		0	
14	7	—	3	43	30	sof.	Körper	Krümmung nur im Internodium.
15	7	—	3	43	30	sof.	S	Die Asymetrie der Spitze nach Sp. schwach.
16	6	—	3	50	45	sof.	Körper	Körperkrümmung nur im Internodium. Coleopt. grad.
17	4	—	1,5	37	30	sof.	„	Körperkrümmung beginnt ganz in der Spitze. Nach 1 Std. Körperkrümmung ins Internod. fortgeschritten.
18	4	—	2	50	30	sof.	„	Die ganze Coleoptile schwach nach Körper.
19	3,5	—	1,5	43	30	sof.	S	Nach der Rot. in der Col. ganz schwach nach Spitze, $^1/_2$ Std. später deutliche Körperkrümmung im Internodium.
20			2		30	sof.	Körper	Körperkrümmung sofort in der äußersten Spitze, nach 20 Min. schon im Internodium.
21		—					0	
22	4,5	—	1,3	30	30	10	Körper	Krümmung nur im Internod.
23							0	
24	4,5	—	2,5	55	20	sof.	Körper	Krümmung nur im Internodium.
25	4	—	2,25	56	30	sof.	S	Spitzenkrümmung schwach, Körperkrümmung $^1/_4$ Std. nach der Rotation sehr deutlich.

26	7	—	3	43	30	sof.	S	Zuerst, gleich n. d. Rot., schw. Körperkrümmg., n. 1/4 Std. Körperkrg. sehr deutl. u. schw. Spitzenkrg.
27	6	—	2	33	30	sof.	Körper	Körperkrümmung beginnt i. ob. Teil der Coleoptile; Krümmung nach 1/4 Std. nur noch i. Intern.
28	5,5	—	2,6	47	40	sof.	Körper	Körperkrümmung beginnt im oberen Teil der Coleoptile; 10 Min. später im Internodium.
29	4	—	1,5	27	30	sof.	Spitze	
30	4,5	—	2	44	30	10	Körper	Krümmung schwach, nur im Internodium.
31							0	
32								Ganz unregelmäßige Krümmung.
33	5	—	2	40	30	sof.	S	Körperkrümmung stark, Spitzenkrümmung schwach in der Coleoptile.
34	7	—	4,1	59	30	20	S	Körperkrümmung deutlicher als die Spitzenkrümmung.
35	5	—	2	40	30	30	0	
36	6	—	3	50	30	sof.	Körper	
37	5,7	—	3,3	58	20	50	Körper	Körperkrümmung sehr schwach.
38	6	—	3,8	63	20	10	Spitze	10 Min. nach dem Schleudern sehr schwache Spitzenkrümmung nur in der Coleoptile, nach 40 Min, ist die Spitzenkrümmung verschwunden; Körperkrümmung im Internodium.
39	6	—	3,8	63	20	15	Körper	Glatte Körperkrümmung nur im Internodium. Coleopt. ganz grad.
40	3,5	—	2	57	20	75	0	
41	5	9	3	60	20		S	Spitzenkrümmung nur im äußersten Ende der Coleopt. Körperkr. nur im Internod.
42	4,5	8	2,5	55	20	10	S	
43	6	12	1,5	25	30	sof.	Körper	Eine schon vor d. Schleudern bestehende schwache Asymetrie d. Spitze nach Spitze, blieb bestehen.
44	6	20	1,5	25	20	sof.	Körper	Wie bei 43.
45	6	12	3	50	30	72	Spitze	Krümmung sehr schwach.
46	5	10	3	60	30	60	Körper	Coleoptile ganz grad.
47	5	15	3,75	75	50	50	S	
48	6	15	4,5	75	60	sof.	S	1/2 Stde. nach der Rotation S-Krümmung besonders deutlich.
49	4,5	25	2,25	50	45	sof.	S	
50	5	3	3	60	45	sof.	S	
51	5	10	3,75	75	45	10	S	Zuerst Spitzenkrümmung, dann auch Krümmung nach Körper.
52							0	
53	4,5	8	4,5	100	30	sof.	Spitze	Spitzenkrümmung nur in der Coleoptile.
54	5,5	10	4,5	82	30	sof.	Spitze	Spitzenkrümmung nur in der Coleoptile.
55	4,9	8	3,2	65	30	10	S	
56							0	
57	6	15	6	100	30	15	S	Zuerst Spitzenkrümmung in der Coleoptile, nach ca. 3 Stdn. ist bei allen ein Fortschreiten der Spitzenkrümmung auf Kosten der Körperkrümmung ins Internodium zu verzeichnen.
58	7	13	7	100	30	15	S	
59	6,5	15	6,5	100	30	15	S	
60	6,5	15	6,5	100	30	15	S	

Laufende Nummer	Länge des Coleoptils in mm	Länge des Internod. in mm	Länge der vorragend. Spitzei. mm	dasselbe in % der Coleopt.	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
61	6,5	15	6,5	100	30	60	S	1 Stde. nach dem Schleudern beginnt das Fortschreiten der Spitzenkrümmung im Internod. auf Kosten der Körperkrümmung.
62	6	16	6	100	30	15	S	Spitzenkrümmung tritt zuerst auf.
63	5	14	5	100	30	−15	K. Sp.	Sofort nach dem Schleudern leichte Körperkrümmung nur im Internodium. 15 Min. später diese schon in eine Spitzenkrümmung umgeschlagen.
64	6	20	6	100	30	15	S	Nach 80 Min. beginnt die Spitzenkrümmung auf das Internodium überzugreifen.
65	6	15	6	100	30	sof.	Spitze	Krümmung zuerst nur in d. Coleoptile. Nach 45 Min. schon in d. vorher grade Internod. übergeg.
66	6	9	6	100	30	sof.	S	Nach 15 Min. S-Krümmung sehr deutlich. Nach 2 Std. noch kein Fortschreiten d. Spitzen-
67	5,5	10	5,5	100	30	20	S	Nach 15 Min. S-Krümmung sehr deutlich. Nach $1^1/_4$ Std. krümmung in dem Internod.
68	5	12	5	100	30	20	S	
69	5	13	5	100	30	15	S	Schon nach 50 Min. beginnt das Fortschreiten der Spitzenkrümmung ins Internodium.
70	5	12	5	100	30	75	S	Nach 4 Std. nur noch Spitzenkrümmung auch im Internodium.
71	6	16	6	100	30	sof.	S? Sp.	Körperkrümmung schwach u. zweifelhaft, Spitzenkrümmung stark, in 1 Std. auch im Intern.
72	7	2	7	100	30	sof.	unreg.	Unregelmäßige Krümmung.
73	6,5	18	6,5	100	30	15	S	
74	6	—	6	100	30	—	0	
75	6	8	9	—	30	15	Spitze	Spitzenkrümmung auch im oberen Teil des Internod. Nach 2 Std. hat die im unteren Teil des Internod. befindliche Körperkrümmung auch auf d. oberen Teil d. Intern. übergegr.
76	5,5	12	8,5	—	30	15	Spitze	Keine Körperkrümmung.
77	4,5	13	7,5	—	30	30	Spitze	Schwach.
78	4,5	13	7,5	—	30	sof.	Spitze	$^1/_4$ Std. nach dem Schleudern Krümmung sehr stark.
79	5,5	13	8,5	—	30	15	Spitze	Keine Körperkrümmung.
80	5,5	9	7,5	—	30	30	Spitze	Keine Körperkrümmung.
81	5,5	ca.10	8,5	—	30	20	Spitze	Keine Körperkrümmung.
82	5,5	30	1,5	27	20	10	Körper	Coleoptile bleibt grad.
83	4,5	23	1,5	33	20	13	Körper	Spitze mit nach Körper gekrümmt.
84	6,5	22	1,8	28	20	10	Körper	Coleoptile bleibt grad.

legt das Internodium horizontal, so erfolgt innerhalb von 48 Stunden eine schwache Aufkrümmung, welche auf die vordersten 1—2 mm beschränkt bleibt. In einem Versuch reagierten von 20 ganz dekapitierten Internodien nach 48 Stunden 9 geotropisch, nach 60 Stunden trat noch eine hinzu, so daß die Hälfte geotropisch reagiert hatte. Es ist dabei hervorzuheben, daß es sich hier keinesfalls um eine traumatische Krümmung handelt, denn die Pflanzen, welche nicht reagierten, blieben ohne Ausnahme vollkommen grad, es fanden sich also neben den Krümmungen nach oben nie solche, die nach unten oder nach der Seite gerichtet waren.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt ferner das absolute Fehlen eines Regenerationsprozesses an der Schnittfläche. Man findet nur Bildung von etwas Wundkork. Auch gehen die so behandelten Pflanzen früher oder später zu Grunde.

Tabelle XIII.[1])

Vorstehende Spitze in Proz. der Coleopt.	Anzahl der geschleuderten Pflanzen	Körperkrümm. ohne Spitzenkrümm		S-förmige Krümmung	Spitzenkrümmung ohne Körperkrümmung	Nicht gekrümmt
		Nur im Internodium	Auch in d. Coleopt.			
20—30	12	6	2	1	1	2
30—40	9	2	4	—	1	2
40—50	11	4	2	4	1	—
50—60	10	4	—	5	—	1
60—70	4	2	—	2	—	—
70—80	3	—	—	3	—	—
80—90	1	—	—	—	1	—
100	19	—	—	14	3	2
über 150	7	—	—	—	7	—
Summa	76	18	8	29	14	7

Fragt man sich, weshalb bei nennenswerter Empfindlichkeit des Internodiums doch die Krümmungen so außerordentlich gering bleiben, so ergibt schon eine oberflächliche Betrachtung der dekapitierten Pflanze einen Anhaltspunkt für eine Vermutung. Die dekapitierten Pflanzen blieben nämlich hinter den unverletzten in eklatanter Weise im Wachstum zurück. Daß diese Wachstumsdepression die Pflanze an der Ausführung einer intensiven Krümmung hindern muß, wurde durch genaue Wachstumsmessungen sicher gestellt. (Tabelle XIV.)

Diese Messungen wurden so vorgenommen, daß ich die Pflanzen mit Hilfe von Korkstückchen und Stecknadeln an eine aufrechtstehende Korkschicht klemmte. Zwischen Pflanzen und Korkschicht befand sich ein Blatt Millimeterpapier, welches, um den Einfluß der Feuchtigkeit zu vermeiden, mit einer dünnen Schicht Paraffin überstrichen war. Auf dem Millimeterpapier konnte der Zuwachs direkt abgelesen werden.

[1]) No. 1, 20, 21, 23, 31, 32, 52, 56 der Tabelle XII mangels ausführlicher Daten oder regelmäßiger Krümmung nicht berücksichtigt.

Tabelle XIV.

Internod. No.	Gesamtzuwachs in mm nach			
	24 Std.	46 Std.	56 Std.	6 Tagen
1	0,5	0,6	0,6	1
2	0,6	0,8	0,8	0,8
3	0,3	0,4	0,4	0,4
4	0,2	0,2	0,2	0,2
5	0,4	0,4	0,4	0,4
6	0,2	0,2	0,3	0,3
7	0,8	0,8	0,8	0,8
8	0,5	0,6	0,6	0,6
9	0,2	0,3	0,3	0,3
10	0,3	0,3	0,5	0,5

Es geht aus der Tabelle hervor, daß der Hauptzuwachs, welcher, mit dem der intakten Pflanze verglichen, schon sehr gering ist, in den ersten 24 Stunden stattfindet. In den folgenden 24 Stunden ist die Hälfte der Versuchspflanzen schon gar nicht mehr, die andere Hälfte nur noch sehr wenig gewachsen. 10 Stunden später zeigen nur noch zwei Pflanzen einen Zuwachs, dann hört das Wachstum überhaupt auf.

Nach diesen Ergebnissen hat man sich die Verhältnisse an dekapitierten Internodien etwa folgendermaßen vorzustellen; Unmittelbar nach der Dekapitation ist die Sensibilität der Pflanze durch traumatische Einflüsse aufgehoben. Sie kehrt erst allmählich in voraussichtlich stark vermindertem Maße wieder zurück und zwar erst zu einer Zeit, wo das Wachstum völlig oder doch der Hauptsache nach sistiert ist. Dadurch ist die Geringfügigkeit der Krümmungen leicht erklärt. Daß tatsächlich die Dekapitation zu Anfang eine völlige und langdauernde Unterdrückung der Perzeptionsfähigkeit zur Folge hat, zeigte mir folgender Versuch: 36 dekapitierte Internodien wurden sofort nach der Dekapitation einer einheitlich wirkenden Zentrifugalkraft von 5—6 g ausgesetzt, und zwar dauerte die Rotation 8 Stunden. Zur Kontrolle fügte ich 4 Pflanzen hinzu, bei denen 1 mm der Coleoptile erhalten war und 4 ganz unversehrte Pflanzen. Nach 8 Stunden waren nur die unversehrten Pflanzen unter 90° gekrümmt; sowohl die ganz dekapitierten, als auch die bis auf 1 mm Coleoptilenlänge dekapitierten Pflanzen zeigten keine Spur einer Krümmung. Jetzt ließ ich die Pflanzen stehen, und zwar muß bemerkt werden, daß die jetzt einwirkende Schwerkraft mit der vorher einwirkenden Schleuderkraft einen Winkel von 90° bildete. 24 Stunden nach Beginn der Rotation im Zentrifugalapparat, also 16 Stunden nach Aufhören der Rotation, waren die ganz dekapitierten Pflanzen noch vollkommen grad, während die Pflanzen, bei denen ein 1 mm langes Stück der Coleoptile erhalten war, sich unter dem Einfluß der Schwerkraft schwach aufwärts gekrümmt hatten. Von einer Nachwirkung der Zentrifugalkraft war auch bei ihnen nichts zu bemerken. Nach 48 Stunden zeigten dann auch 15 der 36 ganz dekapitierten

Pflanzen eine geotropische Aufkrümmung. Die übrigen 21 blieben grad. Hieraus geht die Vernichtung der Sensibilität durch Dekapitation zum mindesten in den ersten 8 Stunden, sowie ihr allmähliches Wiederauftreten in der Folge deutlich hervor.

Es war nicht uninteressant, auch den Ursachen der starken Wachstumsdepression nachzugehen. Da konnte man zuerst die Vermutung hegen, daß die Wegnahme des Vegetationskegels als ausschlaggebend in Betracht käme, denn in anderen Fällen ist ja ein tonischer Einfluß des Vegetationskegels festgestellt. Hier ist aber von einem solchen nichts zu bemerken. Man kann durch einen schräg von unten geführten ringförmigen Schnitt die Coleoptile und das erste und eventuell das zweite Blatt gänzlich entfernen, ohne daß hierbei der Vegetationspunkt beschädigt wird. Die Wachstumszunahme derartiger Internodien ist aus der Tabelle XV zu entnehmen.

Tabelle XV.

Internod. No.	Gesamtzuwachs in mm nach			
	24 Std.	44 Std.	54 Std.	6 Tagen
1	0,2	0,2	0,2	0,5
2	0,4	0,7	0,7	0,7
3	0,5	0,8	0,8	0,8
4	0,7	0,9	0,9	0,9
5	0,4	0,5	0,5	0,5
6	0,7	0,7	0,7	0,7
7	0,5	0,5	0,5	0,5
8	0,4	0,5	0,6	0,6
9	0,2	0,5	0,5	0,5
10	0,5	0,5	0,5	0,5

Ein wesentlich schnelleres Wachstum der so präparierten Exemplare gegenüber den ganz dekapitierten ist demnach nicht zu verzeichnen. Da solche Exemplare, bei denen 1 mm der Coleoptile erhalten, der Vegetationskegel dagegen fortpräpariert ist, eine zwar sehr deutliche, aber doch nur auf die zwei obersten Millimeter beschränkte Krümmung ausführen, so wird die Wachstumsdepression aller Wahrscheinlichkeit nach eine Folge der Fortnahme der Coleoptile sein. Ergänzend sei noch erwähnt, daß sich bei fortgeschrittener Coleoptile und erhaltenem Vegetationskegel, die unverletzten Blattanlagen weiter entwickeln.

Geht aus den mitgeteilten Versuchen die Sensibilität des Internodiums mit Evidenz hervor, so läßt sich doch über ihre Verteilung im Internodium wenig Bestimmtes sagen. In den Versuchen 75—81, bei denen außer der Coleoptile noch 3 mm des Internodiums über die Rotationsachse vorragten, zeigte sich, abgesehen von der allein dastehenden Pflanze No. 75, keine Körperkrümmung mehr. Vielleicht ist demnach die Spitze des Internodiums empfindlicher als die Basis

Selbstverständlich ist nach erwiesener Empfindlichkeit des Internodiums eine Untersuchung an der intakten Pflanze über die

Verteilung der Sensibilität in der Coleoptile unmöglich, da man auf dem Piccard-Apparat nicht die Coleoptile nach zwei verschiedenen Richtungen reizen kann, ohne auch gleichzeitig einen, die Basis der Coleoptile unterstützenden, Reiz auf das Internodium auszuüben. Piccardversuche mit abgeschnittener Coleoptile habe ich nicht ausgeführt.

Vergleicht man die Größe der Perzeptionsfähigkeit der Coleoptile mit der des Internodiums, so zeigt sich, daß die Coleoptile zweifellos der empfindlichere Teil ist. Dies geht schon daraus hervor, daß bei horizontal gelegten Pflanzen sich die Coleoptile, trotz ihres geringeren Wachstums immer zuerst krümmt, natürlich nur solange sie überhaupt noch wachstumfähig ist. In einem daraufhin angestellten Versuch krümmten sich von 18 Pflanzen 17 in der bezeichneten Weise, eine blieb aus unbekannten Gründen innerhalb der vierstündigen Beobachtungszeit grad.

Aber auch auf dem Piccard-Apparat zeigt sich diese Prävalenz der Coleoptile, in der Ausbreitung der Spitzenkrümmung auf Kosten der Krümmung im Körper. Es seien im Folgenden einige Fälle erörtert, bei denen Coleoptile und Internodium entgegengesetzt gereizt waren.

Bei Pflanze No. 61 trat das Zurückdrängen der Körperkrümmung durch die Spitzenkrümmung schon nach einer Stunde deutlich in die Erscheinung, bei No. 63, wo die Körperkrümmung überdies schwach war, schon 15 Min. nach beendeter Rotation. Bei Pflanze 64 sind 80 Min. nach Schluß der Rotation nötig, bei Pflanze No. 69 50 Min. Es finden sich auch noch längere Zeiträume. Wodurch es bedingt ist, daß zur Fortpflanzung der Spitzenkrümmung in die Basis bei den einzelnen Exemplaren so verschieden große Zeiträume nötig sind, wissen wir nicht. Möglich ist, daß die Empfindlichkeit des Internodiums bei den verschiedenen Exemplaren verschieden groß ist.

In Bezug auf die Wichtigkeit, welche die einzelnen Teile der Keimpflanze für das Zustandekommen einer geotropischen Reaktion haben, seien noch einige Versuche mitgeteilt.

1. Es wurden 10 Keimlinge horizontal gelegt. Die Coleoptile war bis auf das 1 mm lange Basalstück durch einen Querschnitt entfernt. Der Vegetationskegel war mit Hilfe einer schief abgebrochenen, dünnen Glaskapillare ausgegraben. Schon nach 12 Stunden zeigten sämtliche 10 Pflanzen eine deutliche Krümmung nach oben; nach 22 Stunden war der Krümmungswinkel bei allen größer als 60°. Wie die nachfolgende mikroskopische Untersuchung ergab, war bei zwei Pflanzen die Entfernung des Vegetationskegels keine vollsändige. Irgend eine Wirkung auf Reaktionszeit und Größe hatte dieses jedoch nicht.

2. 10 Keimlinge wurden horizontal gelegt. Die Coleoptile war durch einen ringförmigen Schnitt von unten herauf gänzlich entfernt, der Vegetationspunkt mitsamt den jüngsten Blattbildungen erhalten. Nach 24 Stunden waren 7 schwach, aber unzweifelhaft gekrümmt. 22 Stunden später betrug die Gesamtzahl der Krümmungen 9. Eine Pflanze hatte seitlich nutiert. Da diese

im Versuch 2 erzielten Krümmungen ungleich schwächer waren und später eintraten, als diejenigen im Versuch 1, so kann der tonische Einfluß der Vegetationsspitze für die geotropische Perzeption unmöglich groß sein; wahrscheinlich fehlt er ganz. Dagegen tritt die Wichtigkeit der Coleoptile für den Perzeptionsvorgang auch aus diesen beiden Versuchen klar hervor.

Wenden wir uns jetzt der Reizleitung bei *Panicum* zu, so beweist schon die Verdrängung der Körperkrümmung durch die Spitzenkrümmung in den Versuchen 53—73 der Tabelle ihr Vorhandensein in basipetaler Richtung. Der umgekehrte Vorgang, d. h. eine Reizleitung von der Basis in die Spitze, tritt nicht mit der gleichen Deutlichkeit in die Erscheinung, da die Krümmungen der Coleoptile verhältnismäßig schwach zu bleiben pflegen. Aus zwei Tatsachen glaube ich aber doch auf eine solche schließen zu können. Wie aus der Tabelle XIII hervorgeht, pflegen die Körperkrümmungen bei 20 bis ca. 50% überstehender Coleoptile meist am stärksten im Internodium aufzutreten, die Coleoptile bleibt dagegen grad. Dieses Gradbleiben der Coleoptile ist aber sicher nicht die Folge einer Einstellung des Wachstums, denn Pflanzen aus demselben Satz zeigen bei einfachem Horizontallegen fast ausnahmslos eine Krümmung auch in der Coleoptile. Auch habe ich häufig Pflanzen, die keine Krümmung in der Coleoptile gezeigt hatten, 24 Stunden auf dem Klinostaten belassen und dann auch an ihnen die normale Längenzunahme von 1—1,5 mm gemessen. Es scheint mir also das Unterbleiben der Krümmungen durch Reizleitung bezw. Reizkompensation herbeigeführt zu werden.

Noch deutlicher scheint mir die Reizleitung nach der Spitze daraus hervorzugehen, daß sich hin und wieder die äußerste Spitze der Coleoptile trotz ihrer entgegengesetzten Reizung mit im Sinne des Körpers krümmt. Dies war bei 8 von 32 Pflanzen, wo die Coleoptile rund 30—50% vorstand, der Fall.

Setaria italica.

Nachdem es mir bei *Panicum miliaceum* gelungen war, im Internodium eine geotropische Empfindlichkeit nachzuweisen, ging ich zur Untersuchung von *Setaria italica* über, bei der Guttenberg gezeigt zu haben glaubt, daß dem Internodium keine nennenswerte Empfindlichkeit zuzuschreiben ist, und daß in der Coleoptile die Sensibilität gleichmäßig verteilt ist. Die vielen Ausnahmen in der Guttenbergschen Tabelle lassen jedoch Zweifel an der Richtigkeit der gegebenen Schlußfolgerungen aufkommen. Wenn nämlich die Pflanzen mehr als 50% der Coleoptile vorstehen ließen, und man also ausschließlich Spitzenkrümmungen erwarten sollte, reagierten doch von den 13 in dieser Lage geschleuderten Pflanzen noch immer 5 nach Körper.

Die Resultate meiner eigenen Untersuchungen sind aus der Tabelle No. XVI ersichtlich. Es kam mir bei *Setaria* hauptsächlich darauf an, das Internodium auf seine Sensibilität zu prüfen. Ich

Tabelle XVI.

Laufende Nummer	Länge der Coleopt. in mm	Länge des Internod. in mm	Länge der vorragend. Spitze i. mm	Länge der vorragend. Col.-Sp. i. % d. Col.-Lng.	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	4,5	15	4,5	100	30	sof.	Körper	Nach $^1/_2$ Std. noch keine Spitzenkrümmung.
2	4,5	13	4,5	„	30	10	Spitze	Körperkrümmung im Internodium schwach und unsicher. Außerdem 10 Min. nach dem [Schleudern nur noch Spitzenkrümmung.
3	4,5	12	4,5	„	30	30	Spitze	
4	5	22	5	„	30	10	S	Sofort nach dem Schleudern Körperkrümmung im Intern. $^1/_2$ cm hinter den Knoten. 10 Min. später beginnt die Spitzenkrümmung im Intern.
5	5	18	5	„	30	10	S	Körperkrümmung in Form eines flachen Bogens im Intern., sonst wie No. 4.
6	4	10	4	„	35	sof.	Spitze	[nach $1^1/_2$ Std. nur Spitzenkrümmung.
7	5	12	5	„	25	sof.	Kp. Sp.	Sofort nach dem Schleudern Körperkrümmung im Intern., nach $^1/_2$ Std. Krümmung fort.
8	5	20	5	„	25	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung 0,5 cm unterhalb des Knotens nach 10 Min. Spitzenkrümmung.
9	4	9	4	„	30	sof.	Körper	
10	4,5	11	4,5	„	20	10	Spitze	
11	4	8	4	„	20	5	Kp. Sp.	Körperkrümmung schwach, nach 30 Min. wieder fort. Erst nach $1^1/_2$ Std. schwach nach Spitze.
12	3,5	5	3,5	„	20	10	Spitze	
13	3,5	7	3,5	„	35	sof.	S	Körperkrümmung sehr schwach, Spitzenkrümmung schon im Überwiegen.
14	3,5	6,5	3,5	„	15	25	Körper	Krümmung sehr schwach.
15	4	8	4	„	20	10	Spitze	Krümmung nur im Intern.
16	4	8	4	„	25	sof.	Spitze	
17	4,5	12	4,5	„	20	5	Kp. Sp.	Körperkrümmung sehr schwach, 15 Min. nach dem Schleudern bereits Spitzenkrümmung.
18	3,5	10	3,5	„	20	5	K.?Sp.	Körperkrümmung schwach und zweifelhaft, Spitzenkrümmung tritt nach 10 Min. ein.
19	2,5	12	2,5	„	20	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung deutlich. 10 Min. später Spitzenkrümmung in der Coleoptile.
20	2,5	10	2,5	„	20	sof.	Spitze	
21	3	c. 15	3	„	15	—	Spitze	Körperkrümmung schwach und unsicher.
22	5	16	5	„	20	sof.	Spitze	
23	4	13	4	„	20	sof.	Körper	Noch $^1/_2$ Std. später nur Körper.
24	5	13	5	„	30	sof.	Körper	Die Col. war direkt vor dem Schleudern zur Hälfte entfernt.
25	5	16	5	„	20	sof.	Körper	Wie die vorige.
26	4	16	4	„	25	sof.	S	S-Krümmung nur im Internod., 20 Min. später Spitzenkrg. verstärkt, Körperkrg. abgeschwächt.
27	5	16	5	„	15	sof.	Kp. Sp.	20 Min. nach dem Schleudern nur noch Spitzenkrümmung im Internod.

habe demzufolge sämtliche Pflanzen so rotieren lassen, daß Coleoptile und Internodium entgegengesetzt gereizt wurden.

Setaria zeigt in ihrem allgemeinen Verhalten einige Unterschiede gegenüber *Panicum miliaceum*. Die Coleoptile stellt nämlich ihr Wachstum bedeutend früher ein und ist demnach schon bei verhältnismäßig jugendlichen Exemplaren nicht mehr krümmungsfähig. S-Krümmungen sind, falls überhaupt vorhanden, auf das Internodium beschränkt. Es tritt in vielen Fällen zuerst Körperkrümmung ein, die bei *Setaria* im Gegensatz zu *Panicum* schwach zu bleiben pflegt. Wenn sich dann am obersten Ende des Internodiums eine deutliche Spitzenkrümmung einstellt, ist meist die basale Körperkrümmung im Internodium fast gänzlich ausgeglichen. Ich habe solche Fälle in der Tabelle nicht mit „S", sondern mit „Kp. Sp.", d. h. Körper, Spitze bezeichnet.

Eine selbständige, der Spitzenwirkung entgegengesetzte Krümmung des Körpers nahm ich bei im ganzen 27 geschleuderten Pflanzen 17mal wahr. Obgleich diese Krümmungen in einzelnen Fällen recht deutlich hervortraten, blieben sie doch meistens an Intensität hinter den bei *Panicum* erreichten erheblich zurück. Außerdem läßt sich eine große Unregelmäßigkeit bei den einzelnen Exemplaren konstatieren, besonders, wenn sie verschiedenen Sätzen entstammen. Außer individuellen Schwankungen kommen hier vielleicht geringe Unterschiede in Temperatur, Feuchtigkeit und Belichtung beim Ankeimen als Ursachen in Betracht.

Dekapitationsversuche führen bei *Setaria* zu keinem positiven Resultat, wie dies Guttenberg bereits feststellte. Wachstumsmessungen an derartigen Exemplaren habe ich nicht vorgenommen, doch zeigen häufige und deutliche Nutationen bezw. traumatische Krümmungen, daß Wachstum, wenn auch bedeutend abgeschwächt, noch vorkommt. Daß derartige traumatische Krümmungen die geotropischen verdecken, oder, wenn diese in wenigen Fällen auftreten, in Zweifel stellen können, versteht sich von selbst.

Die geringe Intensität der Körperkrümmungen im Internodium ist also wahrscheinlich in erster Linie durch die geringere Empfindlichkeit des Internodiums bedingt. Dann aber könnte auch eine im Vergleich mit *Panicum* schnellere Reizleitung von der Spitze in die Basis eventuell in Betracht kommen. Es ist auffallend, mit welcher Schnelligkeit die Spitzenkrümmung hier im Internodium vorherrschend wird. Um einige Beispiele anzuführen, sei bemerkt, daß die Pflanze 13 nach einer 35 Minuten dauernden Rotation schon eine im Überwiegen begriffene Spitzenkrümmung zeigte. Bei Pflanze 4 war 10 Minuten nach Beendigung der Rotation schon eine Spitzenkrümmung im Internodium bemerkbar, während die Körperkrümmung sofort nach dem Schleudern aufgetreten war. Einige dem zuletzt geschilderten analoge Fälle sind aus der Tabelle zu ersehen. Ob nun das Internodium infolge seiner schwachen Sensibilität eine so geringe Tendenz zur unabhängigen Körperkrümmung zeigt, oder ob die schnelle Reizleitung von der Spitze her die im Internodium entstandene örtliche Erregung zu schnell überwindet, muß unentschieden bleiben. Der negative Aus-

fall der Dekapitationsversuche würde zu Gunsten einer schwachen Empfindlichkeit sprechen, welche dann auch die schnelle Fortpflanzung der Spitzenkrümmung verständlich machen würde.

Wenn auch diese letztere Auffassung am meisten Wahrscheinlichkeit für sich hat, so muß doch betont werden, daß eine Empfindlichkeit im Internodium vorhanden ist, welche so stark ist, daß sie bei den Schlußfolgerungen über die Verteilung der Sensibilität nicht vernachlässigt werden darf. Die schon oben angedeuteten Ausnahmen in den Versuchen Guttenbergs, die der Verfasser zum Teil durch ungenaue Einstellung zu erklären sucht, zum Teil ganz unerklärt läßt, lassen sich durch eine mehr oder minder große Empfindlichkeit des Internodiums leicht verständlich machen. Ob nun in der Coleoptile selbst die Spitze empfindlicher ist als die Basis, oder ob die Empfindlichkeit gleichmäßig verteilt ist, läßt sich demzufolge nicht absolut sicher erweisen. Die Tatsache aber, das bei 50% überstehender Coleoptile in den Versuchen Guttenbergs die Mehrzahl der Pflanzen im Sinne der Spitze reagiert, könnte sogar eine größere Empfindlichkeit der Spitze vermuten lassen, was dann mit den Resultaten Rotherts für den Heliotropismus übereinstimmen würde.

Sorghum vulgare.

Ich habe *Sorghum vulgare* aus dem Grunde zu meinen Untersuchungen herangezogen, weil Rothert hier eine unzweifelhafte heliotropische Sensibilität im Internodium nachgewiesen hat. Ich nahm an, daß, weil Heliotropismus und Geotropismus mancherlei Übereinstimmung in ihrer Lokalisation zeigen, es mir noch leichter als bei *Panicum* gelingen würde, eine geotropische Empfindlichkeit im Internodium festzustellen. Dies war jedoch keineswegs der Fall.

Die Anzahl der Pflanzen, die ich mit ganz vorstehender Coleoptile rotieren ließ, betrug 13. Die Körperkrümmungen blieben entweder ganz aus oder waren so schwach, daß man sie kaum mit genügender Sicherheit als solche hinstellen konnte. Hinlänglich deutlich dagegen waren sie bei Pflanze No. 5 und 6 (Tabelle XVII) und bei Pflanze No. 11. Während bei No. 5 und 6 die Spitzenkrümmung 15 Minuten nach Beendigung der Rotation im Überwiegen war, stellte sie sich bei Pflanze No. 11 überhaupt nicht ein; es hat hier also anscheinend die Körperkrümmung des Internodiums den Sieg über die Spitzenkrümmung davongetragen. Auch Pflanze No. 1 zeigte bei schwacher, 10 Minuten nach der Rotation eintretender Körperkrümmung eine auffallend späte Spitzenkrümmung ($1^3/_4$ Stde. nach der Rotation).

Ich hoffte nun dadurch eine einwandfreie, deutliche Körperkrümmung im Internodium herbeizuführen, daß ich bei der Rotation nicht die ganze Coleoptile vorstehen ließ, sondern einen kleinen basalen Teil, dessen Länge aus der Tabelle ersichtlich ist, mit dem Internodium zusammen im Sinne des Körpers reizte. Aber auch hier war das Resultat ein zweifelhaftes. Es machte sich demnach bei *Sorghum* ein derartiges Schwanken der Ergebnisse bei gleicher

Tabelle XVII.

Laufende Nummer	Länge der Coleoptile in mm	Länge des Internod. in mm	Länge der vorragend. Spitze i. mm	Länge der vorsteh. Spitze in % d. Col.-Lng.	Dauer der Rotation in Min.	Dauer der Reaktion in Min.	Art der Reaktion	Bemerkungen
1	6	15	6	100	20	10	Kp. Sp.	Körperkrümmung schwach, nach $1^3/_4$ Std. Spitzenkrümmung.
2	4,5	12	4,5	„	„	sof.	Kp. Sp.	
3	5	15	5	„	„		0	
4	4,5	13	4,5	„	„		0	
5	7	35	7	„	„	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung deutlich, schon 15 Min. später Beginn der Spitzenkrümmung im Intern.
6	6	30	6	„	„	sof.	S	S-Krümmung, schon nach 15 Min. überwiegt die Spitzenkrümmung.
7	8	30	8	„	„	15	Spitze	
8	6	25	6	„	„	sof.	Spitze	
9	6	25	6	„	„	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung sehr schwach, $^1/_2$ Std. später schon Spitzenkrümmung im Intern.
10	6	15	6	„	„	10	Spitze	
11	5,5	13	5,5	„	„	sof.	Körper	Krümmung nach Körper in der ganzen Pflanze. Nach 20 Min. wieder grad. Spitzenkrümmung tritt nicht auf.
12	5,5	13	5,5	„	„	10	Körper	Schwach.
13	5	13	5	„	„	10	K.?Sp.	Körperkrümmung schwach, flach bogenförmig, zweifelhaft. Spitzenkrümmung 15 Min. später im Internodium.
14	9	25	7	78	„	sof.	Spitze	
15	8	25	6	75	„	20	Kp. Sp.	Nach $1^3/_4$ Std. Spitzenkrümmung im Internodium. Körperkrümmung schwach.
16	8	16	5	63	„	10	Spitze	
17	7	25	5	71	25		Kp. Sp.	Körperkrümmung schwach.
18	7	25	4	57	15	sof.	Kp. Sp.	Körperkrümmung vorherrschend. Spitzenkrümmung entsteht 10 Minuten später in der Coleoptile.
19	8	23	5	63	20			Unregelmäßig gekrümmt. Schwächere Unregelmäßigkeiten auch in den vorhergehenden Pflanzen 17 und 18.

Versuchsanstellung bemerkbar, daß ich die Versuche abbrach. Was aus den Versuchen hervorgeht, ist die schon von Darwin und Guttenberg bewiesene Überlegenheit der Coleoptile über das Internodium und eine sicherlich nicht sehr hervortretende, in manchen Fällen vielleicht fehlende Sensibilität des Internodiums.

Ich habe dann an *Sorghum* noch eine Reihe von Resektionsversuchen, ähnlich wie bei *Panicum*, ausgeführt, die eine sehr schwache Sensibilität des Internodiums gleichfalls wahrscheinlich machen. Am nächstliegenden war es, Pflanzen, die durch einen Querschnitt direkt unterhalb des Knotens völlig dekapitiert waren, horizontal zu legen. Ich machte dieses Experiment mit 13 Pflanzen und fand, daß sich nach 48 Stunden 7 abwärts, 2 aufwärts und eine seitwärts gekrümmt hatten, während zwei grad geblieben waren. Eine geotropische Sensibilität ist also nicht nachzuweisen. Gleichzeitig zeigt der Versuch aber auch, daß dieser negative Erfolg nicht durch eine Wachstumseinstellung und damit verbundene Krümmungsfähigkeit herbeigeführt sein kann. Genauere Wachstumsmessungen ergaben dann auch, daß die durch Dekapitation herbeigeführte Wachstumsdepression keine solch gründliche ist wie bei *Panicum* (Tabelle No. XVIII).

Tabelle XVIII.

Internod. No.	Gesamtwachstum in mm nach				Gesamtlänge d. Internodiums nach 63 Std.
	14 Std.	22 Std.	46 Std.	63 Std.	
1	0,5	0,75	2	2	22
2	1	1,6	4	4,5	23
3	1,5	1,8	4	4,5	27
4	1	1	2	2	19
5	1	1,5	3,2	3,2	20
6	1	1,5	3,5	3,5	20
7	1	2	4,5	4,5	24
8	1	1,2	2	2	20
9	1	1,5	2	2	15
10	1	1,2	3	3	23

Man sieht aus der Tabelle vielmehr, daß zu der Zeit (ca. 24—48 Stunden), wo bei *Panicum* bei eben wiederkehrender Sensibilität bereits kaum noch Wachstum stattfindet, bei *Sorghum* im Gegenteil eine Erhöhung der Wachstumsintensität zu bemerken ist. Es ist also wohl kaum zweifelhaft, daß wir es bei *Sorghum* in der Mehrzahl der Fälle mit einem sehr wenig sensiblen Internodium zu tun haben. Außer dieser völligen Dekapitation wurden noch einige partielle Resektionen zu Versuchen herangezogen: Ich schnitt von 5 Keimpflanzen die Coleoptile ab mit Ausnahme eines etwa 0,2 mm langen Basalstückes. Durch einen derartigen Querschnitt wird auch der obere Teil des etwas erhöht liegenden Vegetationskegels mit entfernt. Alle 5 Pflanzen hatten sich nach 22 Stunden deutlich geotropistisch gekrümmt, ein Zeichen dafür, daß das Vor-

handensein des Vegetationskegels jedenfalls keine conditio sine qua non für die Perzeption und Reaktion ist, daß also auch hier von einem tonischen Einfluß des Vegetationskegels nicht die Rede sein kann.

Entfernt man ferner durch einen ringförmigen Schnitt von unten her die Coleoptile vollständig, so zwar, daß der Vegetationskegel mitsamt den schon angelegten Blättern erhalten bleibt, so findet gleichwohl nach 36 Stunden eine wenn auch schwache doch deutliche Aufkrümmung statt. Da hier die Coleoptile fort ist, der Vegetationskegel und die Blätter absolut unwichtig sind, so bleibt nur der Knoten übrig, der für die Perzeption des Schwereireizes verantwortlich gemacht werden kann. Ich werde an anderer Stelle auf diese Verhältnisse zurückkommen.

In bezug auf Reizleitung zeigte *Sorghum* in meinen Versuchen ähnliche Verhältnisse wie *Setaria*. Ich brauche also darauf nicht ausführlich einzugehen.

Allgemeine Zusammenfassung.

Die Ergebnisse über die Verteilung der Sensibilität in den von mir untersuchten Pflanzenteilen sollen hier nicht noch einmal ausführlich wiederholt werden. Es sei nur kurz daran erinnert, daß bei Keimwurzeln von *Lupinus albus* bei antagonistischer Reizung von Basis und Spitze die Spitze stets dann dominiert und ihre Krümmung auch dem Körper aufdrängt, wenn sie 2,5 mm lang ist. Es ist ferner nicht unwahrscheinlich, daß bei geringer Rotationsgeschwindigkeit, also bei geringer Größe der einwirkenden Schleuderkräfte, die Überlegenheit der Spitzenzone über die Basis mehr hervortritt, daß man also hier das vorstehende Spitzenstück geringer bemessen kann als bei hoher Schleuderkraft.

In bezug auf *Helianthus* hat sich die Piccardsche Methode zur Feststellung der genauen Verteilung der Sensibilität als unzureichend erwiesen. Als Ursache dieses negativen Resultates haben wir die sehr geringe und langsame Fortleitung des Reizes erkannt, die auch bei sehr ungleichem und wechselndem Längenverhältnis von Körper und Spitze zueinander noch S-förmige Krümmungen ermöglicht, welch letztere sich dann auch nach Stunden nicht ausgleichen.

Eine schnellere Reizleitung und demzufolge eindeutigere Resultate ergibt die Piccardsche Methode bei *Hordeum*. Hier treten zwar S-Krümmungen in großer Häufigkeit auf, sie werden jedoch in bezeichnender Weise und mit ausreichender Geschwindigkeit rückgängig gemacht. Läßt man ca. 4—4,5 mm der *Hordeum*-Coleoptile über die Achse vorragen, so resultieren S-förmige Krümmungen mit Sicherheit. Der gleichmäßige Rückgang beider Teilkrümmungen zeigt dann, daß keine der beiden entgegengesetzt gereizten Zonen der anderen in der Erregungsgröße überlegen war, daß also die 4,5 mm lange Spitze gleich empfindlich oder,

wenn man die stärkere Reizintensität im Körper mit in Rechnung zieht, empfindlicher ist als der Körper, ein Resultat, welches gut mit dem von Guttenberg gewonnenen übereinstimmt.

Bei den Vertretern der Paniceen, nämlich *Panicum miliaceum*, *Setaria italica* und *Hordeum vulgare* sahen wir, daß zwar die Coleoptile weit empfindlicher ist als das Internodium, daß aber in geringem Grade bei *Setaria* in stärkerem Maß bei *Panicum* auch dem Internodium eine Empfindlichkeit zukommt, welche stark genug ist, etwaige Schlußfolgerungen über die Größe der Sensibilität in den einzelnen Teilen der Coleoptile illusorisch zu machen. Sehr erschwerend wirkt auch, daß in bestimmten Fällen ein einwandfreier Nachweis der Empfindlichkeit oder der Nichtempfindlichkeit des Internodiums äußerst schwierig, wenn nicht unmöglich ist. Wenn sich auf dem Piccard-Apparat im Internodium keine direkte Wirkung des lokal gesetzten Reizes bemerkbar macht, so ist es nicht ausgeschlossen, daß die schnelle Zuleitung des überlegenen Spitzenreizes das Internodium an der Krümmung hindert. Tritt an dekapitierten Internodien keine geotropische Aufkrümmung ein, so kann der Wundshock dafür verantwortlich gemacht werden; in der Tat zeigt sich bei *Panicum* eine außerordentlich starke Verminderung des Wachstums und der Empfindlichkeit als Folge der Dekapitation. Dazu kommen noch die traumatischen Krümmungen vieler Keimlinge, welche geotropische Krümmungen natürlich ganz verdecken können.

Es fehlt hier durchaus an einer Methode, das Internodium der intakten Pflanze allein geotropisch zu reizen und dabei die Coleoptile ungereizt zu lassen, ebenso wie es bei der Untersuchung der Sensibilitätsverteilung in der Coleoptile unmöglich ist, das Internodium ungereizt zu lassen. Es zeigen diese Tatsachen, daß die Piccardsche Methode zwar einen Fortschritt bedeutet, daß sie aber an Präzision und Anwendungsmöglichkeit hinter den, dem gleichen Zweck dienenden heliotropischen Methoden erheblich zurücksteht.

Vergleicht man die Internodien von *Panicum* und *Sorghum* in Bezug auf die Größe der Empfindlichkeit, so ist ohne Zweifel dasjenige von *Panicum* das empfindlichere. Es ist dies deshalb auffallend, weil Rothert nachgewiesen hat, daß für Heliotropismus das Verhältnis ein umgekehrtes ist. Da ich an der Richtigkeit der Rotherschen Ergebnisse nicht zweifle, so ergibt sich hieraus, daß Heliotropismus und Geotropismus in der Verteilung sich wenigstens bei den Paniceen nicht absolut gleich verhalten.

Ein vollständig gleiches Verhalten dagegen zeigen beide Tropismen in der Art der Reaktion, d. h. im Krümmungsmechanismus und in der Reizleitung. Dies geht mit Evidenz aus den S-förmigen Krümmungen hervor. Bei beiden Tropismen geschieht eine Fortleitung des Reizes in der Regel nicht schnell genug, um zu verhindern, daß sich jeder Teil eines Organs zuerst in der Richtung des direkt einwirkenden Reizes krümmt. Erst nachträglich tritt die Reizleitung ausschlaggebend in die Erscheinung und veranlaßt

den mehr oder weniger schnellen Ausgleich der Krümmungen. Hierbei strecken sich beide Teile der S-Krümmung entweder ganz gleichmäßig grad, ohne eine nennenswerte gegenseitige Beeinflussung, oder der eine Teil der Krümmung drängt den anderen zurück, so daß als Endresultat eine einheitliche Krümmung besteht. Im ersteren Falle ist die Intensität des basipetal und des akropetal fortschreitenden Reizes annähernd gleich, im letzteren Falle überwiegt der eine den anderen.

Bei dem gleichmäßigen Ausgleich der S-Krümmungen muß natürlich vorausgesetzt werden, daß der akropetal fortschreitende Reiz den basipetal fortschreitenden nicht behindert, denn wenn beide in der Zone, wo sie zusammentreffen, einander gleich aufheben würden, so wäre der beschriebene Ausgleich vermittels Reizleitung wohl kaum möglich. Die Frage, ob für beide Richtungen getrennte Leitungswege existieren, könnte hieran anschließend gestellt werden. Da uns jedoch die zwischen Perzeption und Reaktion liegenden Teile der Reizkette, sowie Art und Wege der Reizleitung noch völlig unbekannt sind, so ist eine solche Fragestellung wohl noch etwas verfrüht.

Zum Schluß dieser Erwägungen über Reizleitung sei noch erwähnt, daß die Schnelligkeit des Entstehens und des Ausgleichs der S-Krümmungen insofern einen Zusammenhang zeigen, als bei schnell reagierenden Pflanzen auch ein schneller Ausgleich stattfindet; mit anderen Worten, es findet bei leicht perzipierenden Pflanzen auch eine schnelle Reizleitung statt, und umgekehrt bei langsam perzipierenden eine langsame Reizleitung, wie ein Vergleich der Graskeimlinge, speziell von *Hordeum* mit *Helianthus* zeigt.

Anhang.

Verteilung der Empfindlichkeit und der Statolithenstärke. Entstärkungsversuche an Wurzeln und Sprossen mit Aluminiumsalzen.

Ich konnte es mir nicht versagen zu prüfen, ob der stärkeren oder schwächeren Sensibilität eines Pflanzenteiles stets auch eine entsprechende Ausbildung des Statolithenapparates parallel geht, obgleich ich mir im voraus sagte, daß auch ein vollkommener Parallelismus kein Beweis ist für einen kausalen Zusammenhang zwischen Sensibilität und Stärkevorkommen, so wenig eine mangelnde Übereinstimmung die Statolithentheorie widerlegen würde; denn außer der Menge und Art der Stärkekörner kommt ja auch noch die spezifische Sensibilität in Frage.

Meine Untersuchungen erstrecken sich nur auf *Panicum* und *Sorghum*, und da lassen sich allerdings Beziehungen zwischen dem Vorkommen von Statolithenstärke und der Verteilung der Empfindlichkeit konstatieren: Der relativen Unempfindlichkeit des Internodiums bei *Sorghum* entspricht eine verschwindend geringe Stärkemenge,

während bei *Panicum* besonders in der Stärkescheide des Internodiums und in den Zellen dicht unterhalb des Knotens sehr viele und auch große Stärkekörner vorhanden sind. In vielen Fällen stehen die Körner an Größe den in der Coleoptile befindlichen kaum nach und sind aufs deutlichste verlagerungsfähig.

Bei *Sorghum* ermöglicht, wie ich oben bereits bemerkte, das Vorhandensein des Knotens eine wenn auch schwache geotropische Krümmung an dekapitierten Keimlingen. Damit parallel geht eine Anhäufung von Stärkekörnern im Knoten, die hier deutlich lokalisiert ist und sich nicht in das Internodium fortsetzt.

Die Übereinstimmung bei beiden Pflanzen zwischen Menge und Lokalisation der Stärke und der Empfindlichkeit ist also eine gute. Es muß aber bemerkt werden, daß an dekapitierten Exemplaren von *Panicum* keine Übereinstimmung zwischen Reaktionsgröße und Stärkemenge existiert. Da die Größe des Wundreizes und dessen Einwirkung auf die einzelne Pflanze jedoch völlig unkontrollierbar ist, so läßt sich auch hieraus kein sicherer Schluß ziehen.

Anschließend an diese kurze Erörterung der Stärkeverhältnisse in Gramineenkeimlingen sei mir gestattet, in Kürze eine Reihe von Versuchen zu schildern, die ich in ähnlicher Weise wie Block und vor Veröffentlichung von dessen Arbeit machte und die von dem Grundgedanken ausgingen, die Stärke von Wurzeln und Sprossen vermittels von Aluminiumsalzen zu entfernen und aus dem Reagieren bezw. Nichtreagieren der so behandelten Pflanzen auf einen kausalen Zusammenhang zwischen Stärke und geotropischer Sensibilität zu schließen.

Im Jahre 1909 hat Fluri gezeigt, daß das Kation Al*** von Aluminiumsalzen imstande ist, Spirogyrafäden im Lichte ohne allzugroße Schädigung vollkommen zu entstärken. Damit schien ein Mittel gewonnen, die Statolithentheorie experimentell auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Gelang es, Sprosse und Wurzeln von der Statolithenstärke zu befreien, ohne daß ihre geotropischen Eigenschaften geändert wurden, so konnte die Statolithentheorie nicht richtig sein. War jedoch mit der Entfernung der Stärke auch die geotropische Sensibilität verschwunden, so wäre dies kein Beweis für die Theorie, da der Mangel der Perzeptionsfähigkeit auch auf einer Schädigung der Pflanzen hätte beruhen können.

Die Flurische Methode wurde zum ersten Mal von Pekelharing für die uns hier interessierende Frage in Anwendung gebracht. Sie wählte Kalium-Aluminiumalaun als Entstärkungsmittel. Ihre Behauptungen, Wurzeln von *Lepidium sativum* völlig entstärkt zu haben, ohne ihre geotropische Sensibilität ganz aufzuheben, sind bereits von Němec als unwahrscheinlich bestritten worden. Letzterer fand im Gegenteil nie eine völlig entstärkte Pflanze, die sich noch geotropisch gekrümmt hätte.

In ausführlicherer Weise hat dann Block diese Frage nachuntersucht. Seine Versuchsanordnung sowie das Entstärkungsmittel

sind dieselben wie in den Versuchen von Pekelharing und Němec. Auch bei ihm war *Lepidium sativum* das hauptsächlichste Untersuchungsobjekt. Ergänzend traten noch *Vicia Faba, Helianthus annuus, Trifolium repens* und *Setaria italica* hinzu, und zwar wurden nur die Wurzeln untersucht. Da die Blockschen Resultate im wesentlichen mit den meinigen übereinstimmen, so will ich sie hier nicht im Detail schildern. Ich komme am Schlusse kurz auf sie zurück.

Bei der Untersuchung der vorliegenden Frage ist zunächst einmal nötig, eine Methode zu finden, Keimwurzeln mit Sicherheit innerhalb einer ganz bestimmten Frist zu entstärken, und zwar aus folgenden Gründen:

Es ist unmöglich, eine Wurzel vor der geotropischen Reizung auf ihren Stärkegehalt zu untersuchen, da sie durch Behandeln mit Jod natürlich für geotropische Versuche untauglich wird. Untersucht man aber eine Wurzel erst, nachdem sie sich geotropisch gekrümmt hat, und erweist sie sich dann als stärkefrei, so kann man immer einwenden, die Wurzel habe während der Perzeption noch Stärke besessen.

Diese Schwierigkeiten können nur dadurch beseitigt werden, daß man eine Methode findet, durch die nach einer bestimmten Zeit, sagen wir drei Tagen, alle Wurzeln entstärkt werden. Würde man dann etwa am vierten Tage die Wurzeln exponieren und nach erfolgter geotropischer Krümmung keine Stärke mehr finden, so könnte man mit Bestimmtheit behaupten, daß die Wurzeln während der Reizperzeption keine Stärke mehr besessen haben.

Auch wenn die Methode nur ausreichte, einen bestimmten sehr hohen Prozentsatz von Wurzeln zu entstärken, so könnte man noch zu bestimmten Schlüssen kommen. Man müßte nach Ablauf einiger Tage, während deren sich die Wurzeln in der Aluminiumsalzlösung befinden, die Hälfte auf Stärke untersuchen. Fände sich ein sehr hoher Prozentsatz entstärkt, so könnte man die nicht untersuchte Hälfte geotropisch reizen. Fände sich nun unter den geotropisch gekrümmten Wurzeln eine sehr große Anzahl stärkefrei, so könnte man wieder mit einiger Sicherheit annehmen, daß von den geotropisch gekrümmten Wurzeln zur Zeit der Krümmung eine Anzahl stärkefrei war. Die Zahl der gekrümmten stärkefreien Wurzeln müßte natürlich die Anzahl derjenigen Wurzeln weit übertreffen, die sich bei den Voruntersuchungen (erste Hälfte der Versuchswurzeln) noch als stärkehaltig erwiesen hatten. Sehen wir jetzt zu, wie sich die Wurzeln wirklich verhalten.

Ich machte Entstärkungsversuche mit Aluminiumchlorid und Aluminiumsulfat. Als Versuchsobjekt benutzte ich die Keimwurzeln von *Vicia Faba*. In die Lösung tauchten nur die Wurzeln selbst ein, nicht aber die Cotyledonen. Für die Wirkung der Lösungen mögen die beiden Tabellen XIX und XX als Beispiel dienen.

Tabelle XIX.

Benutzte Lösung	Zahl der untersucht. Wurzeln	Zahl der in den aufeinanderfolgenden Tagen untersuchten Wurzeln				Zahl der völlig entstärkten Wurzeln
		1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	
0,00075 mol Al_2Cl_6	5	2	1	2	Wurzeln schwarz u. wachstumsfähig	1
0,0015 mol Al_2Cl_6	8	1	3	4	Wurzeln schwarz	0
0,0015 mol Al_2Cl_6 + 1% Knopsche Nährlös.	9	3	3	3	Kultur durch Schimmelpilze verdorben	0

Tabelle XX.

Versuchslösung	Zahl der in aufeinanderfolgenden Tagen untersuchten Wurzeln														Anzahl der vollkomm. entstärkten
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
0,0002 mol. $Al_2(SO_4)_3$		1+	2+	3 —	2 — 1 —	1 + 1 |	2 —	1 — 1 |	1 | 1 —		1 —	2 —			0
0,0003 mol $Al_2(SO_4)_3$		2+	1 — 2 +	3 +	2 + 1 —	1 + 1 |	1 + 1 |	1 | 1 +							0
0,0001 mol $Al_2(SO_4)_3$ + 1% Knopsche Nährlös.		1+		1 +		1 +	2 +				1 +			2 +	0
0,0002 mol $Al_2(SO_4)_3$ + 1% Knopsche Nährlös.		1+	2 +		1 +	2 +	1 +	2 +						2 +	0
0,0003 mol. $Al_2(SO_4)_2$ + 1% Knopsche Nährlös.				1 +		1 +	1 +								0

\+ = viel Stärke, — = wenig Stärke, | = fast entstärkt.

Zur Erläuterung der Tabellen sei folgendes bemerkt: Bei den Versuchen der Tabelle No. XIX herrschte in der Lösung eine Temperatur von 31° C. Eine Beschleunigung der entstärkenden Wirkung durch diese hohe Temperatur fand jedoch nicht statt. Die Versuche mit Aluminiumsulfat wurden bei einer Temperatur von 10 – $12^1/_2$° C. gemacht. Es ist besonders hervorzuheben, daß mir mit Hilfe von Aluminiumchlorid nur eine einzige vollkommene Erstärkung gelang, und daß von den 37 in reiner Aluminiumsulfatlösung gezogenen Wurzeln auch nicht eine einzige vollkommen entstärkt wurde, obwohl im allgemeinen eine Stärkeabnahme deutlich ist. Es ist also die Entstärkung durch beide angewandten reinen Aluminiumsalze vollkommen unzuverlässig und unzureichend.

Mit Kalium-Aluminiumalaun habe ich nicht gearbeitet, aber aus der Arbeit Blocks geht hervor, daß auch hier die Entstärkung nicht sicherer vor sich geht. Mit *Vicia Faba* z. B. hat der Verfasser

folgendes Resultat erhalten: Von 156 Wurzeln waren nur 7 ganz oder fast ganz entstärkt.

Daß die beschriebenen Entstärkungsmethoden für eine Prüfung der Statolithentheorie nicht ausreichend sind, braucht wohl kaum näher ausgeführt zu werden. Diese Unzulänglichkeit wird noch erhöht durch die stark schädigenden Wirkungen der Aluminiumsalze, die sich durch eine Schwarzfärbung und Erschlaffung der Wurzel, sowie durch eine Neigung zu intensiven traumatischen Krümmungen zu erkennen geben.

Es müßte, um diesen Schwierigkeiten entgegenzutreten, eine Methode gefunden werden, die schädigende Wirkung der Aluminiumsalze aufzuheben, ohne die entstärkende Wirkung derselben herabzusetzen. Dies kann nach den heutigen Kenntnissen über die antagonistischen Wirkungen verschiedener Kationen nur so geschehen, daß man durch Hinzufügen eines fremden Kations die Wirkung des Al^{***} paralysiert. Ich versuchte, diese Wirkung durch Hinzufügen von einprozentiger Knopscher Nährlösung zu erreichen, doch vergeblich. Die Schädigung der Lösung war zwar geringer, statt der Schwarzfärbung der Wurzeln trat nur noch eine leichte Braunfärbung auf, oder es blieb sogar diese aus. Ferner hielt das Wachstum, welches bei den in reiner Aluminiumsulfatlösung kultivierten Wurzeln schon nach ca. 3 Tagen erlosch, hier viel länger an. Jedoch war dafür von einer entstärkenden Wirkung nichts mehr zu spüren.

Genau denselben Mißerfolg wie Knopsche Nährlösung ergab ein Zusatz von saurem Kaliumphosphat. Das von Block benutzte Kalium-Aluminiumalaun zeigt zwar keine ungünstige Wirkung auf den Prozeß der Stärkelösung, es hebt aber auch die schädigende des Aluminiums nicht auf.

Bis jetzt ist also noch kein Mittel gefunden, die entstärkende Wirkung der Aluminiumsalze zu erhöhen, und es ist auch schwierig, zu sagen, in welcher Richtung man dieses Mittel suchen soll, da man vorläufig noch keine Ahnung hat, worauf man die entstärkende Wirkung der Aluminiumsalze zurückführen soll. Die Flurische Erklärung, wonach durch Aluminiumsalze die einzelnen Zellen für Zucker permeabel werden sollten, ist noch nicht bewiesen. Die von ihm gefundene Tatsache, daß bei Pflanzen, die sich in Aluminiumsalzlösung befunden haben, mit Kaliumnitrat keine Plasmolyse mehr eintritt, ist jedenfalls nicht von allgemeiner Gültigkeit, denn Elodeapflanzen geben sowohl nach kürzerem als auch nach längerem Aufenthalt in Aluminiumsalzlösungen eine völlig normale Plasmolyse mit den von Fluri angeführten Reagenzien.

Wenn man die entstärkende Wirkung des Aluminiums auf eine Förderung der Tätigkeit der Diastase zurückführen will, so müßte sie durch notorische Beschleuniger der Diastasewirkung zu erhöhen sein. Effront gibt an, daß Phosphate derartig auf Diastase wirken. Meine Versuche mit KH_2PO_4, das ich dem Aluminiumsulfat hinzufügte, schlugen, wie schon bemerkt, fehl.

Außer den Wurzeln von *Vicia Faba* dienten mir noch Sprosse von *Elodea canadensis* und *Gratiola officinalis*, also von Pflanzen,

die an ein submerses Wachstum gewöhnt sind, zu Entstärkungsversuchen mit Aluminiumsulfat. Da diese Versuche aber nichts Neues ergeben haben, so will ich sie hier nicht ausführlich wiedergeben. Bemerkt sei nur, daß beide Pflanzen die Einwirkuug des Aluminiumsalzes viel besser vertragen können als die Wurzeln von *Vicia*, doch fällt eine Entstärkung, falls sie überhaupt auftritt, zeitlich stets mit einer starken Schädigung (Schlaffheit und Braunfärbung) zusammen.

Ich bin also auf Grund obiger Untersuchungen im wesentlichen zu dem gleichen Resultat wie Block gekommen, daß nämlich die Methode der Entstärkung sowohl von Wurzeln, als auch von Sprossen der an den Aufenthalt in Wasser angepaßten Pflanzen durch Aluminiumsalze, für eine Prüfung der Statolithentheorie nicht in Betracht kommt. Etwaige Versuche, vermittels antagonistisch wirkender Stoffe die Giftwirkung des Aluminiums aufzuheben, ohne die entstärkende Wirkung desselben abzuschwächen, halte ich für wenig aussichtsreich. Ebenso scheint mir auch eine Erhöhung der entstärkenden Wirkung des Aluminiums durch stimulierend wirkende Ionen nicht möglich zu sein.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Laboratorium der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. B. begonnen. Die Ausführung erfolgte der Hauptsache nach im botanischen Institut der Kaiser-Wilhelms-Universität zu Straßburg.

Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Oltmanns, Herrn Prof. Dr. Kniep und besonders Herrn Prof. Dr. Jost für die Unterstützung und Anregung, die sie mir in reichem Maße zuteil werden ließen, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44. 1907.)

Block, A., Über Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von *Lepidium sativum* und anderer Pflanzen bei Kultur in Kalialaunlösungen. Diss. Berlin 1912.)

Darwin, Fr., On the Lokalisation of Geoperzeption in the Cotyledon of *Sorghum*. (Wiesner, Festschrift. Wien 1908.)

Effront, zitiert nach Green-Windisch: Die Enzyme. Berlin 1901.

Fluri, M., Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. Bd. 99. 1909.)

Guttenberg, H. Ritter von, Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Coleoptile der Gramineen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 50. 1912.)

Haberlandt, G., Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45. 1908.)

Jost, L., Studien über Geotropismus. I. Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze. (Zeitschrift f. Bot. 1912. 4. Jahrg.)

Jost, L., und R. Stoppel, Studien über Geotropismus. II. Die Veränderung der geotropischen Reaktion durch Schleuderkraft. (Zeitschrift f. Bot 1912. 4. Jahrg.)

Němec, B., Der Geotropismus entstärkter Wurzeln. (Ber. d. d. botan. Ges. Bd. 28. 1910.)

Pekelharing, C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes der Pflanzen. (Rec. trav. bot. Néerlandais. Bd. 7.)

Piccard, A., Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. 1904.)

Rothert, W., Über Heliotropismus. (Cohns Beiträge der Biologie der Pflanzen. 1896. Bd. VII.)

Tröndle, A., Geotropische Reaktion und Sensibilität. [Vorläufige Mitteilung.] (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 30. 1912.)

Lebenslauf.

Ich, Ferdinand Wilhelm Dewers, wurde am 7. Februar 1889 in Bremen als Sohn des Kapitäns Wilhelm Dewers geboren. Ich besuchte die dortige Oberrealschule, die ich Ostern 1907 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ostern 1908 vertauschte ich das ursprünglich erwählte Studium der Musik mit demjenigen der Naturwissenschaften, und zwar besuchte ich die Universitäten Freiburg, Jena und Straßburg.

Ich nahm teil an den Vorlesungen und Praktika folgender Herren Dozenten:

Freiburg: Oltmanns, Kniep, Weismann, Himstedt, Gattermann, Willgerodt, Riesenfeld, Stickelberger, Schleip, Deecke, Cohn.

Jena: Stahl, Wolf, Ambronn, Eucken, Knorr.

Straßburg: Jost, Thiele, Wedekind, Holzapfel, v. Seidlitz, Bücking, Sapper, Rudolph, Störring, Weber, Epstein, v. Mises, Wirtz, Krause.